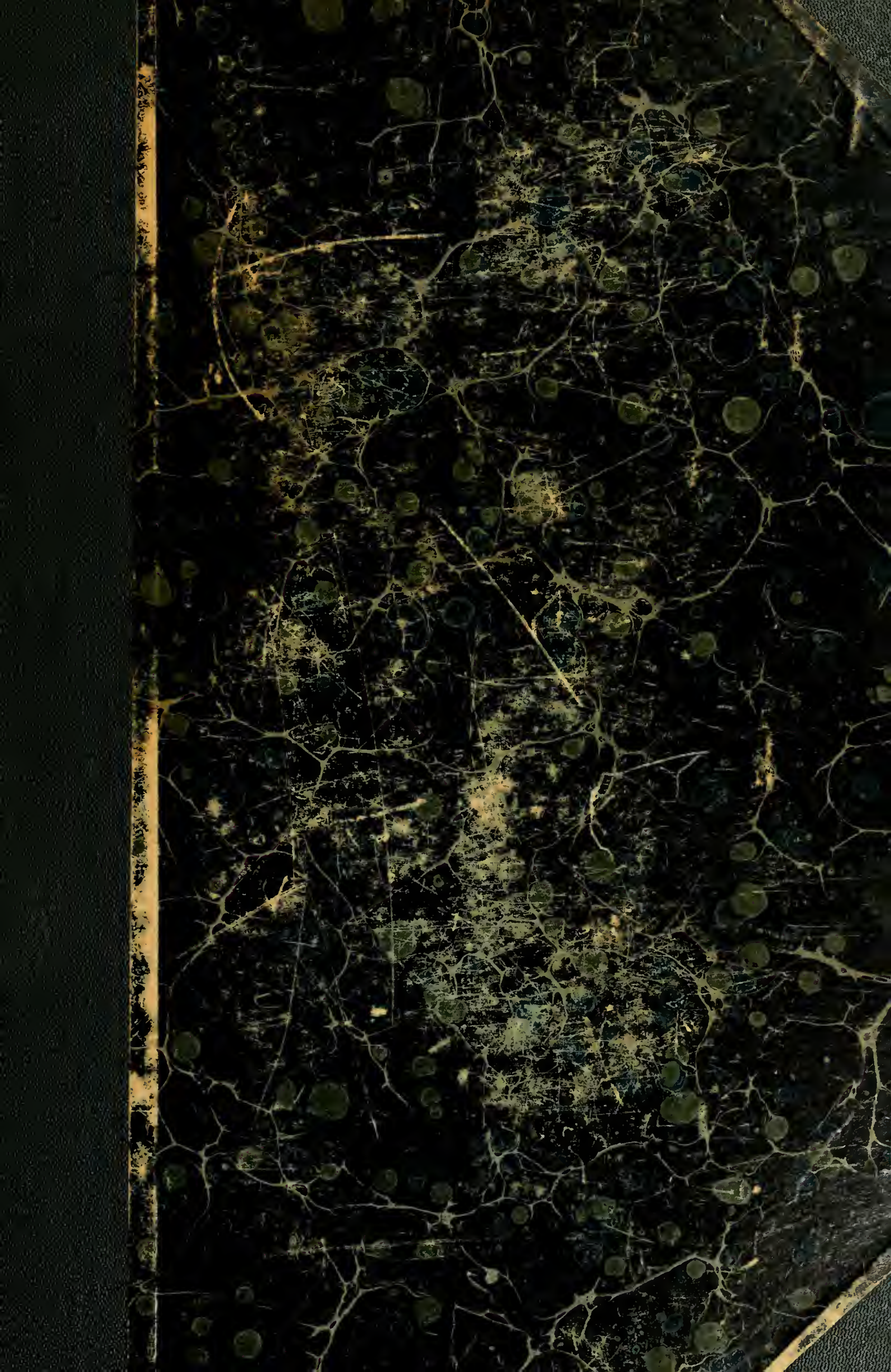


J. R. Troyer

E. Giger.

Lebensgeschichte

der

Blütenpflanzen Mitteleuropas.

Band I. Abteilung 1.

6. Jiger.

Lebensgeschichte

der

Blütenpflanzen Mitteleuropas.

Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen
Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.

Von

DR. O. von KIRCHNER
Professor der Botanik an der Kgl. landw. Hochschule Hohenheim

DR. E. LOEW
Professor, Kgl. R.-Oberlehrer a. D.

DR. C. SCHRÖTER
Professor der Botanik am eidgen. Polytechnikum Zürich.

Band I, Abteilung 1.

Allgemeines, Gymnospermae, Typhaceae, Sparganiaceae, Potamogetonaceae, Najadaceae, Juncaginaceae, Alismaceae, Butomaceae, Hydrocharitaceae.

Bearbeitet von

Ch. Flahault, H. Glück, P. Graebner, O. Kirchner, E. Loew, M. Rikli, C. Schröter, T. W. Woodhead.

Mit 1111 Einzelabbildungen in 420 Figuren.

STUTTGART 1908.
Verlagsbuchhandlung Eugen Ulmer.
Verlag für Landwirtschaft und Naturwissenschaften.

K. Hofbuchdruckerei Ungeheuer & Ulmer, Ludwigsburg.

Inhaltsverzeichnis

von

Band I, Abteilung 1.

Einleitung.

Die Lebensgeschichte aller Pflanzenarten zu erforschen und zu erkennen, das müsse, so sollte man meinen, das eigentliche Ziel der Botanik von je her gewesen sein und für immer bleiben; aber die Geschichte der Botanik belehrt uns eines anderen. Sie zeigt uns, dass in verschiedenen Abschnitten der Entwickelung dieser Wissenschaft bald die rein beschreibende Kenntnis der pflanzlichen Gestalten, Organe und Gewebe, bald die Ergründung der allgemeinen Lebenserscheinungen und Lebensbedingungen des pflanzlichen Organismus die Forscher vorzugsweise oder ausschliesslich in ihren Bann zog, während andererseits auch wieder die Entwickelungsgeschichte der Pflanzenarten im Mittelpunkte des Interesses stand; selten nur begegnet uns ein mehr oder minder glücklicher Versuch, das Lebensbild einer bestimmten Pflanzenart in allen Einzelzügen festzustellen, und derartige Versuche beziehen sich, wenigstens was die höheren Pflanzen betrifft, in der Regel nur auf unsere wichtigsten land- und forstwirtschaftlichen Kulturpflanzen und entspringen praktischen Rücksichten.

Die Geschichte der Botanik macht es aber auch verständlich, dass man sich an die Lösung der Aufgabe, das Leben der einzelnen Pflanzenarten zu schildern, erst dann wagen konnte, als die verschiedenen Disziplinen der Botanik eine gewisse Abrundung erfahren und jene allgemeinen Gesichtspunkte festgestellt hatten, von denen aus sich gewissermassen die besondere Anwendung auf den Einzelfall machen liess. Erst in unserer Zeit scheint die Auffassung des pflanzlichen Organismus und seiner Lebenserscheinungen sich der angedeuteten Spezialforschung günstiger zu erweisen; wenigstens ist der lebhafte Aufschwung nicht zu verkennen, den die ökologische (sog. biologische) Betrachtungsweise pflanzlicher Verhältnisse in den letzten Jahrzehnten genommen hat. Diese Tatsache hinwiederum, sowie die ausserordentliche Anregung, welche die ökologische Forschungsrichtung in die verschiedensten Zweige der Botanik getragen hat, rechtfertigen das Verlangen, zunächst wenigstens für unsere einheimische Phanerogamenflora eine eingehende Darstellung unseres Wissens von den besonderen Lebenserscheinungen der einzelnen Arten zu besitzen. Eine solche zu geben, so weit es der heutige Stand unserer Kenntnisse und eine die einheimischen mit den ausländischen Pflanzenformen aufmerksam vergleichende Beobachtungsmethode erlaubt, das ist die Aufgabe, welche die Verfasser in der vorliegenden Bearbeitung nach vieljährigen Vorbereitungen zu lösen versuchen.

Wohl möchte dieses Beginnen vielen als verfrüht erscheinen, und gewiss kann niemand in höherem Grade als die Verfasser selbst von der Überzeugung durchdrungen sein, dass eine Schilderung der Lebensgeschichte unserer höheren Pflanzen jetzt noch sehr viele und sehr grosse Lücken aufweisen muss, deren Ausfüllung der Zukunft vorbehalten bleibt. Aber da eine Lösung der zahllosen hier noch vorliegenden Aufgaben von einer nahen Zukunft nicht erwartet werden kann, so wird es weder unzeitgemäss noch überflüssig sein, jetzt schon aus der fast unübersehbaren Literatur dasjenige zu sammeln und nach Möglichkeit durch eigene Beobachtungen zu vervollständigen, was eine sichere Grundlage für weitere

Forschungen abgeben, solche durch Hinweise auf die noch zu leistende Arbeit anregen und erleichtern kann. Dazu kommt, dass nach unserer Ansicht die täglich sich mehrenden, häufig beziehungs- und zusammhangslosen Einzelbeobachtungen über die ökologischen Verhältnisse der Pflanzen unserer Flora, ja selbst zusammenfassende Schilderungen, die sich aber nur auf einzelne Lebensgewohnheiten oder Lebensabschnitte beziehen, nur dann richtig verstanden und beurteilt werden können, wenn sie unter Berücksichtigung der gesamten Lebensgeschichte der Art betrachtet werden. Abgesehen von den für unsere Zwecke sehr inhaltreichen Büchern über das forstliche Verhalten der Holzarten und über die landwirtschaftlichen Kulturpflanzen liegen bis jetzt in der botanischen Literatur nur zwei Werke vor, welche ähnliche Ziele verfolgen, wie wir sie uns gesteckt haben, nämlich J. P. Vaucher's unserer modernen Betrachtungsweise wenig zusagende, an richtigen Beobachtungen aber überaus reiche „Histoire physiologique des plantes d'Europe" und „De Danske Blomsterplanters Naturhistorie" von C. Raunkiär, wovon der erste, die Monokotyledonen enthaltende Band erschienen ist. Auch das umfangreiche, aber veraltete Werk von H. Lecoq, „Études sur la géographie botanique de l'Europe", behandelt, wenn auch in ihm pflanzengeographische Untersuchungen die Hauptrolle spielen, vielfach Fragen aus dem Gebiete der Ökologie der Pflanzen.

Unter „Lebensgeschichte" der Pflanzen verstehen wir im wesentlichen dasselbe, was man längere Zeit hindurch mit dem Worte „Biologie" in dem von F. Delpino ursprünglich angewandten und auch jetzt noch beibehaltenen Sinne bezeichnet hat, wofür aber wegen der Vieldeutigkeit jenes Wortes sich der von E. Haeckel vorgeschlagene Ausdruck „Ökologie"[1]) bereits ziemlich allgemein eingebürgert hat: nämlich die Schilderung der besonderen Lebenserscheinungen und Lebensgewohnheiten der Pflanzenarten, oder der Art und Weise, wie die einzelnen Arten dazu ausgerüstet sind, unter den gegebenen äusseren Verhältnissen ihre Lebensbedürfnisse zu befriedigen, ihren eigenen Fortbestand und die Hervorbringung einer Nachkommenschaft sich zu sichern. Es ist bekannt, dass nicht nur der Begriff „Biologie" in sehr verschiedenem Umfange gebraucht, sondern auch „Ökologie" verschiedenartig definiert wird[2]) und ihre Abgrenzung gegen verwandte botanische Disziplinen, besonders gegen die Pflanzenphysiologie, einige Schwierigkeiten bietet. Wir weisen der Physiologie das Studium der allgemeinen pflanzlichen Lebenserscheinungen und mit Pfeffer[3]) die Aufgabe zu, „sie auf die näheren und ferneren Ursachen zurückzuführen und in ihrer Bedeutung für den Organismus kennen zu lernen." Der von Wiesner[4]) neuerdings aufgestellten Unterscheidung von Physiologie und Biologie, wonach der ersteren die einer mechanischen Erklärung zugänglichen Lebenserscheinungen zufielen, die übrigen unerklärbaren aber der letzteren, vermögen wir uns nicht anzuschliessen, weil einerseits nach dem jetzigen Stande unseres Wissens alle Lebenserscheinungen einer rein mechanischen Erklärung Widerstand entgegenstellen, es aber auf der andern Seite durchaus nicht zu übersehen ist, welche Komplexe von Lebenserscheinungen einer solchen Erklärung sich etwa dauernd entziehen werden. In der Beschränkung der „Biologie" auf Lebensweise, Erblichkeit, Veränderlichkeit, Anpassung und natürliche

[1]) D. h. die Lehre vom „Haushalt" der Pflanzen; der ebenfalls von E. Haeckel an derselben Stelle (Generelle Morphologie, 1866, Bd. 1, S. 8) in Vorschlag gebrachte Ausdruck „Bionomie" (= Lehre von der Lebensweise) hat sich nicht eingeführt.

[2]) Vgl. F. Delpino, Pensieri sulla biologia vegetale etc. (Nuovo Cimento Vol. XXV. Pisa 1867). — F. Ludwig, Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. 1895. S. 2. — J. Wiesner, Biologie der Pflanzen. 3. Aufl 1902. S. 1—4. — W. Migula, Pflanzenbiologie. 1900. S. 5.

[3]) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. I. 2. Aufl. 1897. S. 7.

[4]) J. Wiesner, a. a. O.

Verbreitung der organischen Wesen deckt sich trotzdem unsere Auffassung mit derjenigen Wiesners. Goebel[1]) sagt: „In Deutschland versteht man unter „biologischen" Untersuchungen im allgemeinen solche, welche nachzuweisen suchen, in welcher Beziehung der innere und äussere Bau der Pflanzen zu den Lebensverhältnissen stehen. Sie begnügen sich aber nicht mit dem Nachweis der Nützlichkeit, sondern suchen auch das Werden derAnpassungen zu ergründen;" — und weiter unten: „Die Ökologie (= Biologie) sucht zu zeigen, welche Beziehung jedes einzelne Strukturverhältnis zu den Lebensvorgängen der betreffenden Pflanze hat, wie Form und Funktion sich gegenseitig bedingen." Diese Fassung des Begriffs „Ökologie" erscheint uns etwas zu eng; sie beschränkt sich auf die morphologischen, in der innern oder äussern Struktur nachweisbaren Anpassungen; wir sind der Ansicht, dass auch Lebensvorgänge, die sich nicht in der Struktur ausprägen, einer Anpassung fähig sind, z. B. die Lebensdauer, die Vegetationsdauer, die phänologischen Erscheinungen. Die Abgrenzung gegen die Physiologie ergibt sich auch hier aus dem oben Gesagten: Die Physiologie beschäftigt sich mit den allgemeinen Gesetzen der Abhängigkeit des Lebens von den äussern Bedingungen, die Ökologie mit der besondern Art und Weise, wie jede einzelne Art sich einrichtet. Manche Forscher definieren Biologie (bezw. Ökologie) einfach als die Lehre von den Anpassungserscheinungen überhaupt, wobei der Begriff der „Anpassung" von Pfeffer (a. a. O.) folgendermassen gefasst wird: es ist eine Eigenschaft, die als zweckmässige Folge anorganischer oder organischer äusserer Einflüsse auftritt, deren Zweck wir verstehen, ohne die Kausalität ihres Werdens und Wirkens völlig zu durchschauen.[2]) Goebel vertritt auch hier wieder die engere Auffassung, die nur morphologische Anpassungen kennt, wenn er sagt (a. a. O. S. 3): „Organisationsverhältnisse, welche in deutlicher Beziehung zu den Lebensbedingungen stehen, pflegen wir als „Anpassungen" zu bezeichnen". Am weitesten fasst Reinke[3]) den Begriff: „. . . . . werde ich schwerlich zu weit gehen, wenn ich jede Reizreaktion, deren Reizwirkung für den Organismus zweckmässig oder vorteilhaft ist, somit jede Selbstregulierung, als Anpassung bezeichne". Dementsprechend definiert Reinke (a. a. O. S. 114) die „Anpassungsfähigkeit" als „die Fähigkeit, auf äussere Verhältnisse in einer für den Organismus vorteilhaften Weise zu reagieren". Haberlandt[4]) unterscheidet mit Recht zwischen physiologischer und biologischer Anpassung und definiert sie folgendermassen: Die physiologischen Anpassungen bestehen darin, dass die betreffende morphologische Einrichtung der physiologischen Funktion angepasst ist, welche sie im Lebensgetriebe, im innern Haushalt der Pflanzen zu vollziehen hat; die biologischen (nach neuerer Bezeichnungsweise also ökologischen) Anpassungen dagegen hängen mit den mannigfachen Bedürfnissen zusammen, welche sich für die ganze Pflanze aus gewissen Beziehungen zur Aussenwelt, zu Klima, Standort, Tierwelt und zu andern Pflanzen ergeben.

Wir halten es für zweckmässig, die spezielle Ökologie der Pflanzenarten von einer allgemeinen pflanzlichen Ökologie zu trennen, und betrachten es als Aufgabe der speziellen Ökologie, welche hier für das begrenzte Gebiet der Blütenpflanzen der mitteleuropäischen Flora behandelt werden soll,

---

[1]) K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. I. 1889. S. 2.

[2]) Der Zusatz „ohne die Kausalität etc." ist unseres Erachtens überflüssig, denn er macht, wie die obige Definition Wiesners, den Begriff der Anpassung abhängig vom Stande unseres Wissens. Sobald wir also die „Kausalität des Werdens" einer Eigenschaft erkannt haben, könnte sie darnach nicht mehr zu den Anpassungen gerechnet werden.

[3]) J. Reinke, Einleitung in die theoretische Biologie. 1901. S. 107.

[4]) G. Haberlandt, Physiologische] Pflanzenanatomie. 2. Aufl. 1896. S. 7. Anm. 8.

die Anwendung der physiologischen Lehren und Gesetze auf die einzelnen Pflanzenarten zu machen und zu zeigen, durch welcherlei Ausrüstungen oder Anpassungen die Arten in den Stand gesetzt sind, unter bestimmten, ihnen vorgezeichneten äusseren Bedingungen diejenigen Lebensverrichtungen auszuführen, deren Vollzug die Physiologie als für die Existenz des pflanzlichen Organismus notwendig erwiesen hat. Der allgemeinen Ökologie würde dagegen nicht nur die Aufgabe zufallen, die ökologischen Einzelbeobachtungen in Gruppen zusammenzufassen, mit einander zu vergleichen und nach gewissen allgemeinen Gesichtspunkten zu ordnen, sondern sie würde auch daraus die Schlüsse zu ziehen haben, welche sich als die Lehre von der Vererbung und Variabilität darstellen und in der Deszendenztheorie gipfeln. Es leuchtet ohne weiteres ein, wie enge Beziehungen der Ökologie sich auch zur Morphologie und zur systematischen Botanik hieraus ergeben müssen; daraus, wie aus der nahen Berührung der speziellen Ökologie mit manchen anderen Zweigen der Botanik folgt, dass die hier gegebene Abgrenzung sich vielleicht nicht immer mit peinlicher Genauigkeit wird inne halten lassen. Welche pflanzlichen Lebenserscheinungen wir hier als Lebensgeschichte der Blütenpflanzen zur Darstellung bringen wollen, das wird sich am einfachsten aus der auf S. 6 bis 23 folgenden Übersicht derjenigen Gesichtspunkte ergeben, nach welchen die Beziehungen, Ausrüstungen und Anpassungen der einzelnen Pflanzenarten in dem vorliegenden Werke behandelt werden sollen.

Aus dieser Übersicht ergibt sich, dass wir einige Kapitel von unserer Darstellung ausschliessen, deren Berücksichtigung man vielleicht erwarten könnte, so z. B. die Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane, die Lehre von den Krankheiten und Feinden der Pflanzen, von den Gallenbildungen und Monstrositäten, sowie auch die Lehre von der Variabilität und Bastardierung. Es waren lediglich praktische Erwägungen, welche uns zu dem Entschluss führten, von der Hereinziehung dieser Fragen in unsere Bearbeitung Abstand zu nehmen; werden sie doch in zahlreichen vortrefflichen Spezialwerken behandelt, wogegen eine Neubearbeitung an dieser Stelle, wenn sie auch wohl manche neue Gesichtspunkte dargeboten und in ihrer Beziehung zur gesamten Ökologie der Arten ein erhöhtes Interesse gewonnen hätte, doch zu einer bedenklichen Ausdehnung des an sich schon sehr weitschichtigen, von uns zu bearbeitenden Beobachtungsmateriales hätte führen müssen. Auch nach einer andern Seite hin sind wir genötigt, uns eine Beschränkung aufzulegen, nämlich hinsichtlich der Berücksichtigung des anatomischen Baues der Pflanzenorgane; auf diesen wird nur dann eingegangen werden, wenn es zum Verständnis der zur Darstellung kommenden Ausrüstungen notwendig erscheint.

Was die Abgrenzung des von uns behandelten Gebietes betrifft, so fassen wir den Begriff Mitteleuropa in einem weniger weiten Sinne auf, als es Ascherson und Graebner tun, und verstehen unter den Blütenpflanzen Mitteleuropas diejenigen, welche in den Floren des Deutschen Reiches (nach Garcke, Illustrierte Flora von Deutschland, 19. Aufl. 1903), Österreichs (nach Fritsch, Exkursionsflora für Österreich, 1897) und der Schweiz (nach Schinz und Keller, Flora der Schweiz, 1900) einheimisch oder eingebürgert sind oder allgemein angebaut werden; vorübergehend eingeschleppte Arten, die eben durch ihr baldiges Wiederverschwinden den Beweis liefern, das sie den Existenzbedingungen unseres Gebietes nicht ausreichend angepasst sind, werden nicht berücksichtigt. In der Auffassung des Artbegriffes schliessen wir uns zunächst an die Synopsis der mitteleuropäischen Flora von Ascherson und Graebner (1896—1903), soweit sie erschienen ist, an, indem wir die in diesem bahnbrechenden Werke mit fortlaufenden Nummern versehenen Formenkreise als „Arten" in den Vordergrund unserer Betrachtung stellen und von den etwa unterschiedenen Unterarten, Rassen etc. nur solche ökologische Eigentümlichkeiten anführen, welche von denen der Art abweichen. Für die bei

Ascherson und Graebner noch nicht erschienenen Familien legen wir die Artbegrenzung von Richter und Gürcke in den „Plantae Europaeae" (1890—1899), und sofern sie auch in diesem Werke noch nicht enthalten sind, Nymans Conspectus Florae Europaeae (1878—1890) zu Grunde. In der Umgrenzung und Anordnung der Familien sind wir den „Natürlichen Pflanzenfamilien" von Engler und Prantl gefolgt.

Die ganze Bearbeitung haben die drei Verfasser in solcher Weise unter sich verteilt, dass in der Regel die Darstellung der Gesamtökologie und die Ökologie der Vegetationsorgane von C. Schröter, die Ökologie der Samen und Früchte von O. Kirchner übernommen wurde, während hinsichtlich der Ökologie der Blüten E. Loew und O. Kirchner sich in den ganzen Stoff nach einzelnen Familien geteilt haben. Bei jeder Familie werden die Bearbeiter angeführt, neue, bisher noch nicht veröffentlichte Beobachtungen werden durch die hinter dem betreffenden Abschnitt eingefügte Bezeichnung des Beobachters: (K.), (L.), (Sch.) kenntlich gemacht.

Grossen Wert haben wir auf die Beigabe instruktiver Abbildungen gelegt und uns bestrebt, möglichst viele Originalzeichnungen zu bieten; die übrigen sind durch Angabe der Quelle ersichtlich gemacht.

Es ist in Aussicht genommen, am Ende des ganzen Werkes eine zusammenfassende Darstellung der Ökologie der mitteleuropäischen Blütenpflanzen zu geben, welche sich an die S. 6 enthaltene Übersicht anschliessen wird; solchen Benützern des Werkes, welche mit der modernen ökologischen Terminologie nicht genügend vertraut sind, empfehlen wir, bis jener allgemeine Abschnitt erscheinen kann, einstweilen die S. 33 folgende alphabetische Zusammenstellung ökologischer Ausdrücke mit ihrer Erklärung zu schneller vorläufiger Belehrung.

Hohenheim, Berlin, Zürich.

Die Verfasser.

Übersicht
über die ökologischen Erscheinungen bei den mitteleuropäischen Blütenpflanzen.

1. Abschnitt. Allgemeines über Anpassung.

A. Die Formen der Anpassung.

I. Nach der Entstehung.

1. Direkte Anpassung (Darwin, Haeckel, Goebel) = Selbstanpassung (Wolf) = Anpassung durch direkte Bewirkung (Nägeli), ist eine Regelung der Strukturverhältnisse als direkte Folge äusserer Einwirkungen. Sie entspricht der „Mechanomorphose“ von Sachs im weitesten ursprünglichen Sinne, den „Gestaltungen durch formative (oder morphogene)[1] Reize“ (Herbst), den „selbstregulatorischen, formativen Reaktionen“ (Pfeffer), der zweckmässigen Selbstregulierung des Lebensprozesses“ (p. p.) Reinkes. — Beispiel: Die Bildung einer dickern Cuticula infolge von Kultur in trockener Luft.
2. Indirekte Anpassung oder gezüchtete Anpassung (Spencer, Goebel): Das sind Eigenschaften, welche entstanden sind:
   α) als spontane Abänderungen (z. B. in der Blütenfarbe),
   β) als Folgen anderer Erscheinungen (z. B. Schwimmfähigkeit der Samen als Begleiterscheinung der anemochoren Verbreitungsausrüstung),

   und welche sich als nützlich erwiesen und durch Selektion fixiert wurden (Gerbstoff als Schutzmittel gegen Tierfrass).

II. Nach der Natur ihres Effektes.

1. Quantitative Anpassung = funktionelle Anpassung, trophische Anpassung (Roux), besteht in der Förderung oder Reduktion eines Organes durch Gebrauch oder Nichtgebrauch desselben.
2. Qualitative Anpassung besteht in der Entstehung neuer Organe oder in einem Funktionswechsel schon vorhandener.

III. Nach der Herkunft der bewirkenden Faktoren.

1. Physiologische Anpassung (Haberlandt) = innere Anpassung, gegenseitige Anpassung der Gewebe[2] (Wiesner): „die als Anpassung entstandene Einrichtung ist der physiologischen Funktion angepasst, welche sie im Lebens-

---

[1]) Es erscheint uns unzweckmässig, neben dem Ausdruck „morphogener Reiz“ noch von „morphogener Herkunft der Organe“ (d. h. ihrer phylogenetischen Entstehung) zu sprechen, und von „Morphogenie“ als der Geschichte der Organe (Potonié, Ein Blick in die Geschichte der botanischen Morphologie und die Pericaulom-Theorie, 1903, S. 6).

[2]) Wir würden hinzufügen: und Organe.

getriebe, im innern Haushalt der Pflanzen zu vollziehen hat", z. B. die Ausbildung des Assimilationssystems nach dem Prinzip der Stoffableitung und der Oberflächenvergrösserung.

Hierher gehört das ganze weite Gebiet der Korrelationserscheinungen. Korrelation, d. h. Einwirkung der Organe eines Individuums auf ein anderes, ist nichts anderes als gegenseitige Anpassung. Man unterscheidet:

α) Quantitative Korrelation (Goebel) = Kompensation des Wachstums (Roux): Vergrösserung oder Verkleinerung, Förderung oder Hemmung eines Organes durch ein anderes.

β) Qualitative Korrelation (Goebel): Veränderung eines Organes durch ein anderes in Lage, Gestalt oder Funktion.

2. Ökologische Anpassung (Haberlandt) = äussere Anpassung (Wiesner): „hängt mit den mannigfachen Bedürfnissen zusammen, welche sich für die ganze Pflanze aus gewissen Beziehungen zur Aussenwelt, zu Klima, Standort, Tierwelt und zu andern Pflanzen, ergeben."

IV. Nach der Natur der bewirkenden Faktoren (Sachs, Herbst).

Die durch äussere Faktoren erzeugten Organisationsverhältnisse (allgemein als „Xenomorphosen" (Sachs) oder „Aitiomorphosen" (Pfeffer 1901) [„Heteromorphosen" Pfeffer 1881] bezeichnet) werden nach dem als morphogener Reiz wirkenden Faktor benannt (Sachs, Herbst).

Das Licht erzeugt: Photomorphosen.
Die Schwerkraft bewirkt: Barymorphosen.
Kontaktwirkungen erzeugen: Thigmomorphosen.
Druck und Zug erzeugen: Mechanomorphosen (im engern Sinn).
Chemische Reize erzeugen: Chemomorphosen.
Trockenheitsgefahr erzeugt: Xeromorphosen.
Wasserleben erzeugt: Hydromorphosen.
Der Reiz des Pollenschlauchs erzeugt: Andromorphosen (Sch.!).
Der Reiz des wachsenden Befruchtungsproduktes: Gamomorphosen (Sch.!).

V. Nach ihrem Zweck.

1. Konverse Anpassungen oder Nutzmittel: Organisationsverhältnisse, die zur Ausnützung eines Faktors dienen; z. B. starke Oberflächenentwicklung der Wasserblätter.
2. Adverse Anpassungen oder Schutzmittel: z. B. Stacheln gegen Tierfrass.
3. Biversale Anpassungen: in beiden Richtungen wirksam; z. B. manche Filzüberzüge auf Blättern, welche zum Aufsaugen von Wasser und als Schutzmittel gegen zu hohe Transpiration dienen.

NB. Die Begriffe „aktive" und „passive" Anpassung werden sehr verschieden gebraucht. Viele setzen aktive Anpassung gleichbedeutend mit direkter Anpassung, passive mit indirekter; Roux bezeichnet als aktive Anpassung die Organisationssteigerung durch Gebrauch, als passive die Reduktion durch Nichtgebrauch (Degeneration und Rudimentation); Reinke bezeichnet als passive Anpassung, als „Angepasstsein", einen Zustand, der für das Leben des Organismus zweckmässig und notwendig ist, also alle zweckmässigen, erblich fixierten Organisationsverhältnisse, als aktive Anpassung dagegen die im Leben des Individuums eintretenden zweckmässigen Reaktionen auf äussere Faktoren. Eine passive Anpassung an die CO_2-Assimilation ist z. B. das Chlorophyllkorn; aktive Anpassungen an die Lichtstärke sind die Bewegungen der Körner, um die zweckmässigste Lage zu erreichen.

B. Versuch einer Gruppierung der Eigenschaften der Pflanzen.

I. Grundeigenschaften (Fundamental- oder Lebenseigenschaften), welche allem pflanzlichen Protoplasma zukommen:

Ernährung durch Assimilation (im weitern Sinn), Atmung, Wachstum, Individualität, Fortpflanzung, Reizbarkeit, Variabilität, Vererbung.

II. Sekundäre Eigenschaften, welche die Unterschiede unter den Pflanzen bedingen.

1. Erbliche Eigenschaften.
   a) Rein morphologische Eigenschaften, Organisationsmerkmale (Nägeli), rein systematische Merkmale (Goebel): Merkmale ohne nachweisbare Nützlichkeit, von grosser Bedeutung für die Erkennung der natürlichen Verwandtschaft; z. B. Stellung des Ringes am Farnsporangium nach Goebel, Verschiedenheiten der Zahl der Kotyledonen.[1])
   b) Anpassungsmerkmale: durch Einwirkung äusserer Faktoren oder korrelativer Einflüsse als zweckmässige Reaktionen entstanden oder als zweckmässige Eigenschaften gezüchtet. Sie sind zu gruppieren (s. oben) in:
      Direkte und indirekte Anpassung,
      qualitative und quantitative,
      physiologische und ökologische (oder innere und äussere),
      konverse, adverse und biversale.
   c) Unzweckmässige Eigenschaften:
      α) Rudimentäre Gebilde,
      β) exzessive Bildungen (wahrscheinlich manche zu komplizierte Bestäubungseinrichtungen der Orchideen, nach Kraenzlin).
   d) Begleiterscheinungen, die als notwendige mechanische oder chemische Folgen anderer wesentlicher Eigenschaften auftreten, z. B. die dunkle Färbung des Kernholzes, der hohe Wassergehalt der Wasserpflanzen, die weisse Farbe der Filzblätter.
2. Nicht erbliche Eigenschaften.
   a) Anpassungserscheinungen (individuelle, ontogenetische Anpassungen). Viele Xenomorphosen, z. B. Licht- und Schattenblattstruktur, sind nicht erblich.[2])
   b) Ernährungsmodifikationen (Nanismus, Hemmungsbildungen, Hypertrophieen etc.).
   c) Pathologische Erscheinungen: z. B. Verstümmelung durch Frost oder Verbiss, Cecidien etc.

[1]) Nach Nägeli sind diese Organisationsmerkmale ein Ausdruck der innern Gestaltungsgesetze (Autogenesis). Sachs nennt sie „Automorphosen" und spricht direkt von dem „morphologisch schöpferischen Walten der Natur". Wallace, Wettstein, Reinke, Potonié u. a. halten auch diese Eigenschaften für Anpassungsmerkmale, die früher einmal nützlich gewesen sein müssen. „Morphologische Charaktere sind bei den Vorfahren Anpassungscharaktere gewesen" (Potonié).

[2]) Die Auffassung dieser Strukturen ist vielfach noch streitig: während Stahl, Sachs, Goebel, Pfeffer, Reinke u. a. den Bau des Schattenblattes als zweckmässige Reaktion auffassen, will Küster neuerdings (Pathologische Pflanzenanatomie, 1903, S. 49) denselben als Hemmungsbildung deuten, indem er darauf hinweist, dass dieselben Strukturen auch unter dem Einfluss anderer ungünstiger Faktoren (allzu grosse Trockenheit, Kohlensäuremangel, Einwirkung von Parasiten) entstehen; ebenso polemisiert Küster gegen die Auffassung des „Wasserblatts" und der Reduktion des mechanischen Gewebes bei Wasserkulturen als „zweckmässiger Reaktionen".

2. Abschnitt. Gesamt-Ökologie (Ökologie der ganzen Pflanze).

I. Ernährungsweise.

1. Autotroph: chlorophyllhaltig, selbständig lebend, normaler Weise den ganzen Bedarf an organischer Nahrung durch Photosynthese deckend.
2. Allotroph (diatroph, dichotroph, heterotroph): chlorophyllfrei, organische Nahrung von aussen aufnehmend.
   a) Holosaprophyten, obligate Fäulnisbewohner.
   b) Holoparasiten, Schmarotzer; entweder obligate Schmarotzer, welche ausschliesslich parasitisch sich ernähren, oder fakultative Schmarotzer, wenn neben parasitischer auch saprophytische oder selbst autotrophe Ernährungsweise möglich ist.
3. Mixotroph: Nahrung gemischt, organische Nahrung teils durch Photosynthese erzeugt, teils anderweitig aufgenommen.
   a) Hemisaprophyten (Halb-Fäulnisbewohner).
   b) Hemiparasiten (grüne Halbschmarotzer).
   c) Symbiotrophe Pflanzen (Nutricismus). Ernährung mit Hilfe von Mykorrhizen, Knöllchenbakterien u. a.
   d) Insektivore Pflanzen.

II. Medium.

1. Euphyten (Bodenpflanzen, Edaphophyten): Wurzeln im Boden. Assimilationsorgane an der Luft befindlich.
2. Aërophyten (Luftpflanzen, Epiphyten, Überpflanzen): die ganze Pflanze über dem Boden befindlich, auf anderen Pflanzen haftend.
3. Hydrophyten (Wasserpflanzen): Assimilationsorgane entweder untergetaucht mit Ernährung durch die Kohlensäure des Wassers (Tauchpflanzen) oder auf dem Wasserspiegel schwimmend mit Ernährung durch die Kohlensäure der Luft (Schwimmpflanzen).

III. Lebensdauer und Überwinterungsform.

1. Übersicht nach Krause und Buchenau.

A. Einmal blühende, hapaxanthe Pflanzen. Nach ihrem Bau fast stets Kräuter. ○
   Einjährige Sommerpflanzen. ⊙
   Einjährige Winterpflanzen (Keimung im Herbst, Fruchten im darauffolgenden Sommer). ⊙̈
   Zweijährige Pflanzen. ⊙⊙
   Mehrjährige hapaxanthe Pflanzen (*Orobanche, Musa Ensete*). ⊙-⊙
B. Mehrmals blühende, perennierende Pflanzen.
   I. Oberirdische Langtriebe fehlen oder haben kurze Dauer (Triebpflanzen).
      a) Langtriebe fehlen oder sind nicht zu allen Zeiten vorhanden; ihre Lebensdauer ist längstens eine Vegetationsperiode: Stauden (*Herbagines*).
         1. Oberirdische Organe überhaupt nur zu bestimmten Jahreszeiten vorhanden: Zeitstauden (*Etesiae*). ♃
         2. Ausdauernde oberirdische Kurztriebe vorhanden, die zu allen Jahreszeiten Blätter tragen: Dauerstauden (*Dietesiae*). ♃
      b) Langtriebe zu allen Jahreszeiten vorhanden, in der Regel verholzend und von mehr als einjähriger Dauer, aber hapaxanth: Büsche (*Virgultae*) z. B. *Rubus*. ♄
   II. Perennierende, in der Regel verholzende Langtriebe vorhanden: Stammpflanzen (*Plantae aibryes*).

a) Stengel und stärkere Äste verholzend, schwächere Äste und Zweige krautig, im Herbst absterbend: Halbsträucher (*Suffrutices*) z. B. *Lavandula*, *Hyssopus*, *Salvia officinalis*, *Solanum Dulcamara* etc. ♄

b) Stengel, Äste und Zweige verholzend: Holzpflanzen. ♄

1. Zwergsträucher, Reiser (*Sarmenta*), niederliegend oder aufstrebend, sich wenig, kaum über 50 cm vom Boden erhebend, z. B. *Arctostaphylos*, *Vaccinium* etc. ⊻
2. Sträucher (*Frutices*), mit mehreren aufrechten Stämmen. ⊻
3. Bäume (*Arbores*) mit einem aufrechten Stamme. Y

(Buchenau schlägt ferner für Krautgewächse im allgemeinen das Zeichen ♃ vor).

2. Übersicht der Drude'schen Einteilung.

A. Landpflanzen.

a) Holzpflanzen { ∞ immergrün / ○ sommergrün.

1. Klasse: Bäume (*Fagus silvatica*). ♄
2. Klasse: Sträucher (*Lonicera Xylosteum*). ♄
3. Klasse: Zwerggesträuche (incl. Holzparasiten) (*Calluna vulgaris*). ♄
4. Klasse: Schösslingssträucher (*Rubus* und *Rosa*). ○♄

b) Holzstauden (Übergang von Holzpflanzen zu nicht verholzenden).

5. Klasse: Holzstauden (Halbsträucher und Erdhölzer) (*Ruta graveolens*. *Dryas octopetala*). ♄ ♃

c) Nicht verholzende Pflanzen (krautartige).

I. Selbständig sich ernährende (autotrophe).

α) Stauden, d. h. mehrmals blühende, ausdauernde, perennierende Pfl. ♃

a) Dikotyle Stauden mit oberirdisch perennierenden krautigen Trieben. ♃

6. Klasse: Rosettenstauden (*Plantago media*).
7. Klasse: Polsterbildner der Dicotylen (*Dianthus caesius*).
8. Klasse: Blattsucculenten (*Sedum acre*).
9. Klasse: Kriechstauden (*Ajuga reptans*).

b) Monokotyle Rasenbildner. ⸾♃

10. Klasse: Gedrängte Rasenbildner (*Nardus stricta*).
11. Klasse: Ausläufer-Rasenbildner (*Carex arenaria*).

c) Redivive Stauden, mit unterirdisch ausdauernder, oft ganz weich und fleischig bleibender Grundachse und meist starker Niederblattentwicklung in einer zur Verjüngung der Pflanze bestimmten Form. ♃

12. Klasse: Erdstauden (*Polygonatum officinale*).
13. Klasse: Zwiebel- und Knollenpflanzen (*Colchicum autumnale*).
14. Klasse: Wurzelsprosser (*Pirola*).

(15. Klasse: Farne).

β) Kräuter, d. h. einmal blühende, hapaxanthe oder monokarpische Pflanzen.

16. Klasse: Zweijährige Blütenpflanzen (*Verbascum Thapsus*). ⊙⊙
17. Klasse: Einjährige Blütenpflanzen (Sommer- und Winterpflanzen) (*Capsella Bursa pastoris*). ⊙ und ⊙

II. Ohne Chlorophyll, nicht selbständig sich ernährend.

18. Klasse: Saprophyten (*Monotropa Hypopitys*). Spr.
19. Klasse: Parasiten (*Orobanche minor*). Pr.

B. Süsswasserpflanzen.

20. Klasse: Schwimmpflanzen (*Nymphaea alba*). ♃△ oder ⊙△
21. Klasse: Tauchpflanzen (*Ceratophyllum demersum*). ♃▽ oder ⊙▽

C. Meerespflanzen.

22. Klasse: Ausdauernde Seegewächse (*Zostera marina*).

3. Lebensalter und Tod: Verschiedene Lebensalter des Stockes bei Stauden (Dauerhaftigkeit), maximales Lebensalter bei Bäumen.

IV. Phänologie.

1. Stauden: Zeitpunkt des Treibens, Blühens, Fruchtens und Einziehens an klimatisch möglichst verschiedenen Orten des natürlichen Verbreitungsgebietes.
2. Holzpflanzen: Laubentfaltung, Blüte, Frucht, Laubfall für Stationen in der Ebene und im Gebirge; Abschluss der Cambiumtätigkeit, Abschluss der Triebspitze, Johannistriebbildung, zweimaliges Blühen, Periodizität des Wurzelwachstumes.

V. Standort: Beziehungen zur Quantität von Feuchtigkeit, Licht, mineralischen Nährstoffen, Humus.

1. Hygrophyten (oder hygrophile Pflanzen): Feuchtigkeit liebend.
2. Xerophyten (oder xerophile Pflanzen): Trockenheit liebend und mit Schutzeinrichtungen gegen die Gefahr zu starker Transpiration versehen.
3. Tropophyten (oder tropophile Pflanzen, Wechselpflanzen): in der einen Periode der Vegetationszeit hygrophil, in der andern xerophil (z. B. unsere sommergrünen Laubhölzer).
4. Halophyten (oder halophile Pflanzen, Salzpflanzen): salzreichen Boden nicht scheuend, mit xerophilen Anpassungen.
5. Mesophyten (oder mesophile Pflanzen): lieben Boden und Luft von mittlerer Feuchtigkeit, meiden Boden mit stehendem Wasser und starkem Salzgehalt; kein Faktor wirkt in extremer Weise ein.
6. Bodenvage Pflanzen: sind indifferent gegen den Kalkgehalt des Bodens.
7. Kalkzeiger: einen hohen Kalkgehalt im Boden nicht scheuend.
8. Kieselzeiger (kalkfliehend): auf kalkreichem Boden nicht gedeihend.
9. Düngerzeiger: durch animalische Düngung begünstigt (z. B. *Taraxacum officinale*).
10. Magerkeitszeiger: durch animalische Düngung vertrieben (z. B. *Antennaria dioica*).
11. Humuszeiger: auf humusreichen Boden angewiesen (z. B. *Pirola uniflora*).
12. Rohbodenpflanzen: können auch auf humuslosem oder sehr humusarmem Boden gedeihen.
13. Eutrophe Pflanzen: mineralreichen Boden liebend.
14. Oligotrophe Pflanzen: die Bewohner oligotrophen, d. h. mineralarmen Bodens (Heidepflanzen).
15. Sphagnophyten (oder sphagnophile Pflanzen): mit Vorliebe auf Sphagnum-Polstern wachsend, wie die meisten Hochmoorbewohner.
16. Licht- und Schattenpflanzen.

VI. Beteiligung der Art an pflanzlichen Formationen.

VII. Geographische Verbreitung, in grossen Zügen.

3. Abschnitt. Spezielle Ökologie einzelner Entwickelungszustände und Organe.

§ 1. Keimung.

I. Sicherung der Keimung.

1. Schutzmittel der Samen s. S. 23.
2. Einrichtungen zur Unterbringung des Samens in ein geeignetes Keim-

bett: Befestigung des Samens am Boden oder (bei Parasiten) am Wirt; Bohrvorrichtungen; Geokarpie.

II. Art der Keimung: Einrichtungen zur Erleichterung des Hervortretens des Keimlinges, Einrichtungen zum Durchbrechen des Bodens.

Typen der Keimung (nach Klebs):

A. Der Keimling trägt zwei oder mehr Kotyledonen.

a) Die Kotyledonen kommen bei der Keimung über den Boden.

1. Hauptwurzel vom ersten Austritt aus dem Samen an lebhaft wachsend, der Hypokotyl schafft die Kotyledonen aus dem Samen über den Boden, Wurzelhals nicht oder wenig verdickt (die meisten *Dikotyledonen* und *Coniferen*).
2. Wie 1. aber die Hypokotyl-Basis durch besondere, oft einseitige Verdickung ausgezeichnet (z. B. *Cucurbitaceen*).
3. Wie 1. aber mit starkem selbstständigem Wachstum des Endosperms (z. B. *Taxus*, *Ricinus*).
4. Hauptwurzel mässig oder stark wachsend, Hypokotyl schwach entwickelt: die Stiele der Kotyledonen ziehen diese aus dem Samen (z. B. viele *Umbelliferen*).
5. Hauptwurzel während der Keimung wenig oder gar nicht wachsend, am Wurzelhals ein Kranz langer Haare entwickelt, sonst wie 1. (viele kleinsamige *Dikotyledonen*, viele Wasser- und Sumpfpflanzen).

b) Die Kotyledonen bleiben unterirdisch.

6. Hierher wenige *Dikotyledonen* und *Gymnospermen*.

B. Dikotyledonen, von deren Kotyledonen einer oder beide rudimentär sind.

7. Hierher z. B. *Thesium*, *Rhinanthus*, *Monotropa*, *Cyclamen*, *Trapa*.

C. Der Keimling trägt einen Kotyledon (*Monokotyledonen*).

8. Hauptwurzel hervortretend, meist lebhaft wachsend; der Kotyledon bleibt mit der Spitze im Samen stecken, tritt mit seiner Basis heraus und bildet eine kurze Scheide (z. B. viele *Liliaceen*, *Iridaceen*, *Amaryllidaceen*).
9. Scheide des Kotyledons stark verlängert, von dem im Samen steckenden Teil durch einen langen fadenförmigen Stiel getrennt, sonst wie 8 (z. B. *Gladiolus*, *Asphodelus*).
10. Hauptwurzel nach Durchbrechung der Wurzelscheide anfangs lebhaft wachsend; die Teile des Kotyledons scharf gesondert: der eine bleibt als Schildchen im Samen, der andere bildet die Keimblattscheide, welche den Erdboden durchbricht (Gräser).
11. Kotyledonarscheide bei Beginn der Keimung zuerst hervortretend, Hauptwurzel erst später in die Länge wachsend (*Cyperaceen*).
12. Hauptwurzel meist lebhaft wachsend, Kotyledon lang, fadenförmig, nach Aussaugung des Endosperms als erstes Laubblatt über die Erde tretend (z. B. *Allium*-Arten).
13. Hauptwurzel während der Keimung wenig oder gar nicht wachsend, am Wurzelhals ein Kranz langer Haare entwickelt; der Kotyledon verhält sich wie bei 12 (viele Sumpf- und Wasserpflanzen, *Helobiae*, *Juncus* u. a.)
14. Hauptwurzel nicht entwickelt, der undifferenzierte Embryo wächst bei der Keimung zu einem knollenartigen Stämmchen heran, an dessen oberem Ende der kleine rudimentäre Kotyledon und seitlich an diesem die Stammknospe sitzt (*Orchideen*).

III. Schutzmittel des Keimlings.

1. Reservestoffe des Samens, notwendiger und nützlicher Teil derselben.

Antagonismus zwischen Verbreitungsfähigkeit und Ausstattung mit Reservestoffen.
2. Natürliche Nachreife.
3. Keimung bei niederer Temperatur als Mittel zur Resistenz gegen Frost.
4. Hinabziehen der Stengelspitze in den Boden durch Kontraktion des hypokotylen Gliedes oder durch Zugwurzeln.
5. Resistenz gegen Austrocknung und Überschwemmung.
6. Regenerationsfähigkeit nach Verstümmelung.

IV. Die Kotyledonen in ihrer Bedeutung als Reservestoffbehälter, Saugorgane, Assimilationsorgane, Schutzorgane für die Plumula.

V. Die Keimwurzel, Anpassungen derselben bei Schmarotzern, Epiphyten, Wasserpflanzen u. s. w.

VI. Keimanhänge, kiemenartige Apparate bei Wasserpflanzen.

§ 2. Jugendformen.

I. Art der Entwickelung.
1. Homoblastisch: Jugendform und Folgeform sind wenig verschieden.
2. Heteroblastisch: Jugend- und Folgeform stark verschieden.

II. Primärblätter (Protophylle), die auf die Kotyledonen folgenden ersten Blätter, in ihren Beziehungen zu den Folgeblättern (Metaphyllen); ursprüngliches oder abgeleitetes Verhalten der Jugendform.

III. Fixierungsmöglichkeit der Jugendform.

IV. Anpassungserscheinungen, Schutzmittel und dgl.

V. Auftreten von Rückschlägen zur Jugendform an den Folgeformen und die Bedingungen hierzu.

§ 3. Die Folgeform (d. h. die erwachsene Pflanze).

A. Bewurzelung: Wurzellose Pflanzen (z. B. *Corallorrhiza*), selbständig lebende Wurzeln (z. B. *Pirola uniflora, Monotropa*). Normales Verhalten:

I. Arbeitsteilung unter den Wurzeln: Nährwurzeln einschl. Haustorien, Zugwurzeln, Kletterwurzeln der Wurzelkletterer, Stützwurzeln, Atemwurzeln, Speicherwurzeln, Nestwurzeln (Kondensationswurzeln, Assimilationswurzeln).

II. Anpassungen der Wurzeln an das Substrat: Erdwurzeln, Wasserwurzeln, Wurzeln der Xerophyten, Humusbewohner und Sphagnophyten: Tiefe der Bewurzelung.

III. Anpassung an die Kronentraufe: zentripetale und zentrifugale Wasserzuleitung.

IV. Periodizität der Wurzelbildung, Bildung der Wurzelfäserchen, Abnahme der Kambiumtätigkeit.

V. Symbiontische Wurzeln: Mykorrhizen und Bakterienknöllchen.

VI. Wurzeln der Parasiten und Saprophyten.

B. Der vegetative Spross.

I. Die Sprossfolge im weiteren Sinne.

a) Die Arbeitsverteilung unter den Sprossen des Individuums.
1. Notwendige Sprosse (= wesentliche), d. h. die in der direkten Linie von der Keimachse zur Blüte liegenden.
2. Nützliche Sprosse (= unwesentliche), die der Zahl nach unbestimmten Wiederholungsgenerationen.
3. Erstarkungssprosse, d. h. die successiven gleichwertigen Sprossgenerationen (notwendigen und bestimmten Wiederholungsgene-

rationen) von der Keimachse bis zur ersten Blüte (bei dem Spargel z. B. 8—10, bei der Linde ca. 30).

4. Erhaltungssprosse, d. h. im Knospenzustand bis zur nächsten Vegetationsperiode bleibend.
5. Bereicherungssprosse, innerhalb derselben Vegetationsperiode neben den wesentlichen Sprossen auftretende Seitensprosse.
6. Vermehrungssprosse, sich ablösende und zu neuen Individuen werdende Sprosse.

b) Die Lebensdauer der Sprosse: monocyclische Sprosse erreichen ihre Blühbarkeit in einer Vegetationsperiode, di-, tri-, pleiocyclische Sprosse erreichen ihre Blühbarkeit in 2, 3 oder mehr Jahren.

c) Gruppierung nach der Rangordnung der Blütentriebe (Sprossfolge im engern Sinne). Einachsige, zweiachsige etc. Pflanzen.

II. Gruppierung der Gefässpflanzen nach Lebensdauer, Sprossdauer, Überwinterung, Verjüngung und Wanderungsvermögen (Warmings biologische Gruppen).

A. Hapaxanthische (A. Braun), (= einmal blühende; monokarpische [De Candolle]; haplobiontische [Braun]), einmal fruchtende [Roeper, Hildebrand] — Die Pflanze stirbt nach dem ersten Blühen vollständig ab und pflanzt sich nur durch Samen fort.

1. Annuelle (einjährige, monocyclische) (*Lamium purpureum, Stellaria media*). ⊙
2. Bienne (Bisannuelle, dicyclische) (*Daucus Carota*). ⚇ und ⊙⊙
3. Pleio- oder Polycyclische: vegetatives Leben über mehrere Jahre sich ausdehnend. (*Orobanche*). ⊙-⊙

B. Perennierende Pflanzen (= mehrmals blühende, mehrmals fruchtende, anabiontische [A. Braun], polykarpische [De Candolle]).

a) Ohne oder mit äusserst geringem Wanderungsvermögen.

α) Die Primärwurzel persistiert durch das ganze Leben der Pflanze; das einzige Vermehrungsmittel bilden die Samen.

aa) Verholzende, vieljährige, oberirdische Sprosse.

4. Dikotyle Bäume und Sträucher.

bb) Krautartige oder nur schwach verholzende, zum grössten Teil im Herbste absterbende Sprosse.

5. Stauden mit vielköpfiger Wurzel. Jede Pflanze aus einem Samen entstanden, die Primärwurzel dauert, Nebenwurzeln fehlen oder sind bedeutungslos. Vom Primärspross bleibt der unterste Teil am Ende der ersten Vegetationsperiode als Träger der Verjüngungssprosse stehen; indem dasselbe sich an den folgenden Sprossen wiederholt, entsteht ein unordentlicher, kurz gedrängter Sprossverband. Hieher nur Dikotyledonen.

αα) Hauptspross durch Blütenbildung begrenzt.

* Mit monocyclischen Sprossen, ohne grundständige Blattrosette: *Polygala vulgaris, Helianthemum vulgare, Lotus corniculatus, Hypericum perforatum.*

** Mit dicyclischen Sprossen, mit grundständiger Blattrosette: *Taraxacum officinale, Chelidonium majus, Carlina acaulis.*

ββ) Hauptspross unbegrenzt, stets mit Blattrosette: *Plantago media, Trifolium pratense.*

6. Stauden mit perennierenden Knollenbildungen.

Untergruppe A. Die Hauptwurzel ist knollig verdickt.

α) Mit begrenztem Hauptspross: *Bryonia alba, Phyteuma spicatum.*

β) Mit unbegrenztem Hauptspross: *Rhodiola rosea.*

Untergruppe B. Das hypokotyle Glied ist knollig verdickt.

α) Mit begrenztem Hauptspross: *Eranthis hiemalis, Umbilicus pendulinus.*

β) Mit unbegrenztem Hauptspross: *Cyclamen europaeum*, *Corydalis cava.*

Untergruppe C. Das unterste epikotyle Internodium ist verdickt: *Tamus communis.*

β) Die Primärwurzel stirbt bald ab; vegetative Vermehrung kommt vor.

7. Standen mit senkrechten oder wenig schiefen Grundachsen. Die Hauptwurzel wird nach 1—2 Jahren durch Nebenwurzeln ersetzt; die Sprosse sterben langsam von hinten her ab.

αα) Ohne Knollen- oder Zwiebelbildung.

A. Farnkräuter: *Aspidium Filix mas.*

B. Blütenpflanzen mit begrenzter Hauptachse und monocyclischen Sprossen: *Hieracium umbellatum*, *Cynanchum Vincetoxicum*, *Campanula Trachelium*, *Ficaria ranunculoides.*

C. Blütenpflanzen mit begrenzter Hauptachse und dicyclischen Sprossen (Rosetten): *Cardamine pratensis*, *Alisma Plantago*, *Ranunculus acer*, *Leontodon autumnalis.*

D. Blütenpflanzen mit unbegrenztem Hauptspross, begrenzten blühenden Seitenachsen: *Succisa pratensis*, *Geum rivale*, *Plantago major.*

ββ) Mit Knollen oder Zwiebeln.

E. Knollengewächse: *Arum maculatum*, *Colchicum autumnale*, *Ranunculus bulbosus.*

F. Zwiebelgewächse.

8. Wanderungsunfähige Stauden mit vollständig absterbendem Mutterspross. Die Sprosse sterben nach mono- oder dicyclischer Entwicklung ab und das Leben der Pflanze wird erhalten durch Tochtersprosse, die durch das Absterben der Muttersprosse selbständig werden: *Samolus Valerandi*, *Anthriscus silvestris*, *Orchis spec.*, *Aconitum Napellus.*

b) Arten mit grösserem oder geringerem Wanderungsvermögen.

α) Die Primärwurzel bleibt erhalten.

9. Oberirdisch wandernde Arten mit langlebiger Primärwurzel: *Arctostaphylus Uva ursi*, *Thymus Serpyllum.*

β) Die Primärwurzel stirbt bald ab.

aa) Es werden Sprossverbände gebildet, weil Teile der Sprosse mehr als eine Wachstumsperiode leben.

10. Oberirdisch wandernde Pflanzen mit kurzlebiger Primärwurzel.

A. Kryptogamen mit geringer Sprossmetamorphose: *Polypodium vulgare.*

B. Oberirdische Sprosse monocyclisch, durch Blüten abgeschlossen: *Asarum europaeum.*

C. Sprosse ebenfalls begrenzt, aber di- bis pleiocyclisch. Jeder Spross hat 3 Stadien: ein Wanderungsstadium, ein Assimilationsstadium (Rosettenbildung, kann mehrere Jahre dauern) und ein Blühstadium: *Antennaria dioica*, *Hieracium Pilosella*, *Ajuga reptans*, *Bellis perennis.* (Heteroblastischer Spross.)

D. Ähnlich C, aber ohne Rosettenbildung: *Oxycoccos palustris*, *Comarum palustre*, *Menyanthes*, *Sedum album*, *acre.* (Homoblastischer Spross).

E. Ähnlich C, aber der Spross im Wanderungsstadium als langer, dünner Ausläufer ausgebildet (sehr beträchtliches Wanderungsvermögen!)

* Sprosse alle typisch begrenzt, mit Blüten abschliessend: *Ranunculus repens*, *Rubus saxatilis*, *Fragaria.*

** Unbegrenzte Laubsprosse neben begrenzten Blütensprossen: *Potentilla anserina*, *procumbens*, *reptans.*

F. Wie D, mit unbegrenztem Hauptspross, dieser aber nicht senkrecht

und kurz, sondern lang, dünn und kriechend: *Lycopodium annotinum*, *Linnaea borealis*, *Glechoma hederaceum*, *Lysimachia Nummularia*.

11. Unterirdisch wandernde Arten mit kurzlebiger Primärwurzel und horizontal kriechender Grundachse. (Parallelgruppe zu 7).
   A. Alle Sprosse sind unterirdische Laubsprosse ohne Niederblätter; jedes Jahr sendet jeder Spross ein Laubblatt empor: *Pteridium aquilinum*, *Polypodium Dryopteris*.
   B. Jeder Spross lebt mehr als ein Jahr (daher Sprossverbände); oberirdische Sprossteile nur einjährig, ohne Rosettenbildung; unterirdische Verzweigung unregelmässig, ohne „Kraftknospen"; alle Sprosse begrenzt: *Equisetum*, *Phragmites*, *Vicia Cracca*, *Lamium album*, *Urtica dioica*.
   C. Wie B, aber mit „Kraftknospen" und daher regelmässiger sympodialer Verzweigung: *Anemone nemorosa*, *Polygonatum*-Arten, *Epipactis*, *Cephalanthera*, *Hippuris*, *Asparagus*, *Potomogeton*, *Heleocharis palustris*, *Scirpus lacustris*.
   D. Ähnlich B, aber jeder Spross mit Rossettenbildung (dicyclisch). Analog Gruppe 5 und 7, aber unterirdisch!: *Tussilago Farfara*, *Achillea Millefolium*, *Aegopodium Podagraria*, *Pirola* spec. (excl. *uniflora*).
   E. Sträucher: *Vaccinium Myrtillus* und *Vitis Idaea*, *Syringa vulgaris*.
   F. Mit unbegrenzten unterirdischen Wandersprossen: *Adoxa Moschatellina*, *Oxalis Acetosella*, *Paris quadrifolia*.

bb) Jeder Spross lebt im entwickelten Zustand nur ein Jahr; eigentliche Sprossverbände werden daher nicht gebildet.

12. Unterirdisch wandernde Pflanzen mit einjährigen Sprossen, aber ohne Sprossverband: *Oxalis stricta*, *Stachys silvatica*, *Solanum tuberosum*, *Trientalis europaea*, *Circaea alpina*, *Stachys palustris*.

cc) Pflanzen, welche hauptsächlich durch ihre sprossbildende Wurzel wandern und überwintern.

13. Wurzelwanderer: *Pirola uniflora* (nur durch Wurzelsprosse sich vegetativ vermehrend), *Cirsium arvense*, *Linaria vulgaris*, *Rumex Acetosella*, *Epilobium angustifolium*, *Neottia Nidus avis* (Sprossbildung aus der Wurzelspitze).

dd) Im Wasser schwimmend.

14. Schwimmende Wasserpflanzen. Nicht im Grunde wurzelnd, durch Absterben der Muttersprosse und Selbständigwerden der Zweige sich vermehrend, oder durch Turionen oder Stauchlinge: *Stratiotes*, *Hydrocharis*, *Lemna*, *Ceratophyllum*, *Hottonia*, *Myriophyllum*, *Utricularia*.

III. Die ökologischen Sprossformen.

1. Geophile Sprosse (Geoblasten): unterirdisch sich entwickelnd, mit Niederblättern versehen.
   a) Ökologische Gruppen derselben.
      1. Geophile Speichersprosse: Zwiebel (Speicherung vorwiegend in Niederblättern), Anpassung der Zwiebelblätter an die Speicherfunktion. Schutz gegen mechanische Verletzungen und gegen Frass: Knolle (Speicherung vorwiegend in der Achse).
      2. Orthotrope Grundachsen; Grundblätter und ihre Anpassungen.
      3. Kriechende Grundachsen.
   b) Anpassungserscheinungen an den Achsen und Blättern der Geoblasten.
      1. Die Normaltiefe. Mittel zur Erreichung derselben: Zugwurzeln, Diageotropismus. Lichtreiz auf oberirdische Organe.
      2. Bohrvorrichtungen durch Niederblätter.
      3. Zweckmässige Wachstumsverteilung.

4. Das Austreiben der Erdknospen (Kraftknospen).
5. Schutzmittel des jungen Erdtriebes.

2. Photophile Sprosse (Photoblasten): oberirdisch, am Lichte sich entwickelnd.

a) Der arbeitende Laubspross (Mittelblattstamm).

1. Allgemeine Gestaltungs- und Symmetrieverhältnisse; Lage und Gestalt der Sprosse unter dem Einfluss richtender äusserer Kräfte und korrelativer Wirkungen (Anisotropie und Anisomorphie).

α) Orthotrope Achsen und Blätter: bei normalen Lebensverhältnissen auf horizontaler Erdoberfläche und bei allseitig gleicher Beleuchtung vollkommen senkrecht aufwärts oder vollkommen senkrecht abwärts wachsend (z. B. Hauptstämme der Bäume, Hauptachsen krautiger Gewächse, Hauptwurzeln, radiär gebaute Blätter von *Juncus* etc.);

aa) radiär gebaut (orthomorph),

bb) symmetrisch gebaut, und dann mit vertikaler Symmetrieebene: hierher als Grenzfall der Hemiorthotropie (s. unten β, bb) vertikal gestellte, dorsiventral gebaute Blätter.

β) Plagiotrope Achsen und Blätter: nehmen unter dem Einfluss derselben Kräfte, wie oben, schiefe Richtung zum Horizont oder horizontale Lage an und haben zugleich das Bestreben, ihre ebenen Flächen senkrecht zum stärksten Lichteinfall zu stellen;

aa) radiär gebaut (z. B. kriechende Grundachsen).

bb) Die meisten plagiotropen Organe sind flächenartig entwickelt; steht die Fläche so, dass eine auf ihr senkrechte Ebene in die Vertikale fällt, so nennt man das Organ hemiorthotrop gerichtet; solche Organe sind allermeist symmetrisch gebaut, d. h. die rechts und links stehenden Hälften gleich entwickelt, weil von den äusseren Faktoren gleich beeinflusst (hemiorthomorph gebaut).

cc) Steht ein plagiotropes, flächenförmiges Organ so, dass eine auf der Fläche senkrechte Ebene mit der vertikalen einen Winkel bildet (sodass man z. B. bei Blättern eine obere und untere Hälfte unterscheiden kann), so ist es klinotrop gerichtet: solche Organe sind allermeist unsymmetrisch ausgebildet, die untere Hälfte anders als die obere gebaut (klinomorph).

γ) Plagiotrope Organe können ferner Unterschiede in der Gesamtausbildung zeigen; sie können sein:

aa) dorsiventral gebaut, wenn sie qualitativ verschiedene Rücken- und Bauchfläche haben (oben und unten anatomisch unterschieden);

bb) heterotroph gebaut, wenn bei Seitenachsen Ober- und Unterseite nur quantitativ verschieden sind, verschieden starkes Dickenwachstum zeigen, und zwar:

$\alpha\alpha$) hypotroph, wenn die Unterseite stärker verdickt ist,

$\beta\beta$) epitroph, wenn die Oberseite stärker verdickt ist.[1]

[1] Die Ausdrücke epinastisch und hyponastisch, die von C. Schimper ursprünglich für diese Verhältnisse gebraucht wurden, werden jetzt allgemein für das verschiedene Längen- (nicht Dicken)wachstum von Ober- und Unterseite angewendet, weshalb Wiesner obige Termini einführte.

γγ) amphitroph gebaut, wenn die beiden Seitenflanken in der Entwicklung begünstigt sind, z. B. allein Seitenäste tragen (kann mit Heterotrophie kombiniert sein!),

δδ) isotroph gebaut, d. h. ringsherum gleichmässig verdickt.

2. Korrelationserscheinungen.
3. Regenerationserscheinungen.
4. Der spezielle Modus der Freistellung der Blätter und Blüten.

α) Autonome Sprosse (stützenlose).

1. Blattstellung und ihre ökologische Bedeutung: Beziehung von Blattform und Blattstellung zur Durchlichtung.
2. Fixe Lichtlage der Blätter und die Mittel zu ihrer Erreichung: aphotometrische Blätter, ohne feste Beziehung zum Licht; photometrische Blätter, mit fester Beziehung zum Licht; euphotometrisch, nur diffuses Licht ausnützend und sich senkrecht zu stärkerem Einfall stellend; panphotometrisch, diffuses Licht ausnützend, Sonnenlicht abwehrend.
3. Anisophyllie und ihre Ursachen.
4. Das Achsengerüst holziger Pflanzen (die Ursachen der Baumgestalt): Bauplan, monopodiale und sympodiale Entwickelung, Internodialkurve und Länge der Seitenachsen, Ablaufwinkel, Triebverluste, Lang- und Kurztriebe, der Einfluss des Windes auf die normale Gestaltung des Stammes und der Krone, sowie auf Windformen.

β) Epikline Sprosse (stützbedürftige).

aa) Windende Sprosse, ihre Nutationen, Vorläuferspitze.

bb) Klimmende Sprosse: Spreizklimmer, Hakenklimmer, Wurzelklimmer, Rankenklimmer (Blattstielranken, Blättchenranken, Stengelranken, gemischte Ranken).

5. Dehnsprosse und Strauchsprosse: Rosettenpflanzen, Verschiedenheit der Rosetten- und Stengelblätter; Polsterpflanzen (xerophytische Anpassungen derselben, Humussammeln, Windschutz); Lang- und Kurztriebe der Holzpflanzen.
6. Flachsprossbildung.
7. Spezielle Anpassungen der Achsen: Schutzmittel gegen Tierfrass, myrmekophile Sprosse, xerophytische Anpassungen, Stammsucculenz, Winterform der Tropophyten, hydrophytische Anpassungen des Stengels.
8. Die Anpassungserscheinungen des Assimilationsblattes (Phyllobiologie).

α) An Belichtungsverhältnisse: Sonnen- und Schattenblätter. Aphotometrisches Laub (ohne feste Beziehung zum Lichteinfall); photometrisches Laub (mit fester Beziehung zum Lichteinfall); euphotometrisch (grösste Lichtökonomie, senkrecht zum stärksten diffusen Licht); panphotometrisch (diffuses Licht ausnützend, direktes Sonnenlicht abwehrend); Blattmosaik, Lichtschirmbildung.

β) Xerophytische Anpassungen des Laubblattes: Leder-, Roll-, Tau-, Runzel-, Wachs-, Dickblätter, lackierte, behaarte Blätter, Kompasspflanzen.

γ) Hygrophytische Anpassungen, Regenblätter (Sammtblätter, Hängeblätter, Blätter mit Träufelspitze).

δ) Hydro- und helophytische Anpassungen: Strömungs-, Stehwasser-, Schwimm-, Binsen-, Überschwemmungs-, Sumpfblätter.
ε) Anemophobe Anpassungen. Windblätter: Zitter-, Schrauben-, Röhren-, Windfahnen-, Bogen-, Weiden-, Schaukel-, zerteilte Blätter u. a.
ζ) Anpassungen an die Temperatur, Nyktitropismus.
η) Zoophobe Anpassungen, Schutz gegen Tierfrass: Distel-, Säge-, Rauh-, Brenn-, Drüsenblätter, chemische Schutzmittel, Rhaphidengehalt, mikrozoophobe Einrichtungen.
ϑ) Zoophile Anpassungen: Myrmekophilie, Drüsenblätter, Acarodomatienblätter, insektivore Blätter.
ι) Epiphytische Anpassungen, Nischenblätter u. ä.

b) Der ruhende Laubspross.

1. Formen der Überwinterung
   α) bei immergrünem Laub: Winterschutzfärbung, Trockenheitsschutz, Lebensdauer, Richtung im Raume (Thermometerpflanzen);
   β) bei sommergrünem Laub krautiger und holziger Gewächse.
2. Der Laubfall als xerophytische Schutzeinrichtung der Tropophyten.
3. Knospenbau und Knospenschutz.
4. Austreiben der Knospen.
5. Schutzeinrichtungen des jungen Triebes.

c) Vermehrungssprosse: Oberirdische Brutknöllchen (hierher auch die falsche Viviparie), oberirdische Brutzwiebeln, oberirdische Ausläufer, Adventivknospenbildung auf Wurzeln und auf Blättern.

d) Schutzsprosse: Zweigdornen. (Sch.)

C. Der Blütenspross (Bestäubungseinrichtungen).

I. Die Bestäubungsorgane nebst ihren Hilfsapparaten.

1. Blütenhülle: Hochblatthülle und Perianth als Schutz- und Schauapparat.
2. Pollen erzeugender Apparat: Öffnungsweise der Antheren, Formen und Struktur der Pollenzellen, Beschaffenheit des Pollens, Bewegungen und Stellungsänderungen der Staubblätter.
3. Pollen aufnehmender Apparat: Verschiedenheit desselben bei *Gymnospermen* und *Angiospermen*, Formen der Narbe, ihre Struktur im Reifezustand, Bewegungen von Griffeln und Narben.
4. Nektarapparat: Funktion und Stellung der Nektarien, nektarlose Blüten und Nektarblumen.
5. Der Blühvorgang nebst Begleiterscheinungen: Geschlossene und offene Blüten (Kleisto- und Chasmopetalie), Öffnungs- und Schliessbewegungen, Wärmeentwickelung und Atmung beim Blühen. Abhängigkeit des Blühens von äusseren Faktoren und von inneren Ursachen.
6. Bestäubung und Befruchtung: Haftvorrichtungen der Narbe, Leitung des Pollenschlauches auf verschiedenen Wegen zur Eizelle (Chalazogamen und Porogamen), Vereinigung der Sexualkerne des männlichen und weiblichen Gametophyten, doppelte Befruchtung, ökologische Bedeutung des Befruchtungsvorganges.

II. Die Geschlechtseinrichtungen.

a) Arten der Bestäubung (Pollinationstypen). Die Bestäubung unter natürlichen Lebensbedingungen der Pflanzen kann stattfinden:

α) In geschlossener Blüte: Kleistogamie.

1. Mit reduzierten Bestäubungsorganen: Archikleistogamie (echte Zwangsbestäubung).

2. Mit wenig oder nicht veränderten Bestäubungsorganen: Pseudokleistogamie (unechte Zwangsbestäubung).

β) In offener Blüte: Chasmogamie.

3. Zwischen den Bestäubungsorganen der nämlichen Blüte: Autogamie (Selbstbestäubung).
4. Zwischen verschiedenen Blüten des nämlichen Pflanzenstockes: Geitonogamie (Nachbarbestäubung).
5. Zwischen Blüten verschiedener, nahe verwandter Pflanzenstöcke: Adelphogamie (Geschwisterkreuzung).
6. Zwischen Blüten verschiedener, weniger nahe verwandter Stöcke der nämlichen Pflanzenart: Gnesiogamie (Echte Kreuzung).
7. Zwischen Blüten von Pflanzenstöcken ungleicher Varietäten: Nothogamie (Blendlingsbestäubung).
8. Zwischen Blüten von Pflanzenstöcken ungleicher Pflanzenspezies: Hybridogamie (Bastardbestäubung).

Die Bestäubungsarten 5 und 6 werden auch als einartige Kreuzung (Xenogamie). desgleichen 7 und 8 als zweiartige Kreuzung bezeichnet.

Von grosser ökologischer Bedeutung ist der Unterschied zwischen den Bestäubungsarten 1 bis 5, die als Endogamie (Inzucht, autogenetische Bestäubung) zusammengefasst werden können, gegenüber den Formen 6 bis 8. die wir als Exogamie, „Kreuzung mit einem frischen Stamm“ (heterogenetische Bestäubung) bezeichnen. Die Mehrzahl unserer einheimischen Blütenpflanzen wird je nach den Lebensumständen auf endogamem oder exogamem Wege bestäubt und befruchtet — ein Verhalten, das als Amphigamie den beiden andern Bestäubungsarten gegenübersteht.

b) Geschlechterverteilung; normales Verhalten, Variationen.

1. Eingeschlechtige Blüten: Monöcie, Diöcie.
2. Zwitterblüten: Hermaphroditismus.
3. Vorhandensein von zwitterigen und eingeschlechtigen Blüten.
   α) Polygamie: Andromonöcie, Gynomonöcie, Trimonöcie. Agamomonöcie.
   β) Polyöcie: Androdiöcie, Gynodiöcie, Triöcie, Pleogamie.
4. Funktionslosigkeit der Geschlechtsorgane: Adynamandrie, Adynamogynie.

c) Geschlechterspaltung, d. h. morphologische und physiologische Modifikationen der Geschlechtsorgane behufs Förderung der Exogamie:

α) An eingeschlechtigen Blüten: ungleichzeitige Entwickelung der männlichen und weiblichen Blüten (Metagynie und Metandrie im Gegensatz zur gleichzeitigen Entwickelung, der Synchronogamie).

β) An Zwitterblüten.

1. Ungleichzeitiges Reifwerden der beiderlei Geschlechtsorgane: Dichogamie mit den beiden Fällen der Protandrie und Protogynie.
2. Räumlicher Abschluss der beiderlei Geschlechtsorgane gegeneinander: Herkogamie.
3. Bildung von je 2 oder 3 physiologisch und morphologisch ungleichartigen Formen der Geschlechtsorgane, die auf eben so viele Arten von Pflanzenstöcken verteilt sind: Dimorphe und trimorphe Heterostylie.

d) Sonstige Mehrgestaltigkeit der Geschlechtsorgane; dieselben unterscheiden sich:

1. In der Griffellänge verschiedener Blüten, ohne Ausprägung von echter Heterostylie: Anisostylie.

2. In der Richtung der Griffel gegenüber den Staubgefässen in verschiedenen Blüten: Enantiostylie.
3. In der Ausbildung und Funktion der Staubblätter innerhalb derselben Blüte: Heterantherie.

e) Funktionswechsel geschlechtslos gewordener Blüten: Umformung derselben zu Vexillarbildungen, Nektarorganen u. a.

f) Wirkung der verschiedenen Bestäubungsarten auf Frucht- und Samenansatz, sowie auf das Verhalten der Nachkommenschaft: Bestäubungsversuche. Selbstfertile und selbststerile Pflanzen, Präpotenz des fremden Pollens, Vergleich der ein- und zweiartigen Kreuzung.

III. Die Bestäubungsvermittler und die Anpassungsstufen der Blüten an dieselben.

a) Mechanische Übertragung des Blütenstaubes.
1. Windblütler: Anemogame Pflanzen.
2. Wasserblütler: Hydrogame Pflanzen.

b) Übertragung des Pollens durch Tiere.
3. Tierblütler: Zoidiogame Pflanzen.

c) Körperausrüstungen und Lebensgewohnheiten der Blumenbesucher; Anpassungsstufen derselben.

d) Anpassungsstufen der Blumen (Blumenklassen):
1. Pollenblumen: Bezeichnung Po.
2. Offene Honigblumen: A.
3. Blumen mit teilweise geborgenem Honig: AB.
4. Blumen mit völlig geborgenem Honig: B.
5. Blumengesellschaften: B′.
6. Bienen- und Hummelblumen: H.
7. Falterblumen: F.
8. Vogelblumen: O.
9. Sonstige Blumenklassen (Aasfliegenblumen, Kleinkerfblumen, Schneckenblütler, Fledermausblütler u. a.)

IV. Die Anlockungsmittel der Blüten.

a) Habituelle Anlockungsmittel:
1. Blütenfarbe, Saftmale, extraflorale Schauapparate, Scheinnektarien, Täuschblumen. Variation der Blumenfarbe. — Seh- und Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten.
2. Blütenduft. — Geruchssinn der Blumenbesucher.
3. Durch die Inflorescenz und den Blütenträger bedingte Stellung der Blüten.

b) Phänologische Anlockungsmittel:
1. Blütendauer: Ephemere Blüten, periodisch sich öffnende und sich schliessende Blüten. Tag- und Nachtblüher.
2. Blütezeit; Blühen in Pulsen, mehrfaches Blühen.
3. Übereinstimmungen zwischen Blühperiode und Erscheinungszeit bestimter Blumenbesucher.

c) Stoffliche Anlockungsmittel:
1. Darbietung von Pollen. Verwendung desselben durch die Blumenbesucher.
2. Darbietung von Honig, Verwendung desselben durch honigsaugende Insekten und Vögel.
3. Darbietung anderweitiger Genussmittel zum Verzehren; Blumengäste und Blumenräuber, blumenverwüstende Gewohnheiten letzterer, Blumeneinbrüche von Insekten und Vögeln.

d) Symbiontische Anlockungsmittel:
1. Darbietung von Herberge in Blumen.
2. Darbietung von Nährstellen für die Larven blumenbesuchender Insekten.
3. Darbietung lebender, von den Nektarien angelockter, kleiner Insekten als Beute blumenbesuchender Vögel.

V. Die Schutzmittel der Blüten.
a) Vor der Anthese wirksam:
1. Schutzmittel der Blütenknospen.
b) Während der Anthese wirkend:
2. Extraflorale Schutzmittel:
α) Gegen ankriechende Blumenbesucher.
β) Gegen anderweitige Schädigungen.
3. Intraflorale Schutzmittel:
α) Pollenschutz.
β) Honigschutz.
γ) Mittel zum Ausschluss bestimmter Besucherklassen.

VI. Wechselbeziehungen zwischen der Bestäubungseinrichtung und den Lebensbedingungen der Pflanzen.
1. Veränderlichkeit der Blüteneinrichtung bei derselben Pflanzenart; autogame und xenogame Varietäten, Rückkehr von Insektenblütlern zu Anemogamie, sonstige Reduktionen und Umformungen des Bestäubungsapparats.
2. Beziehungen zwischen Bestäubungseinrichtung und der systematischen Verwandtschaft der Pflanzen.
3. Beziehungen zwischen Bestäubungseinrichtung und dem Wohngebiet der Pflanzen.
4. Beziehungen zwischen Bestäubungseinrichtungen und Witterung.
5. Blumenstatistik. Ergebnisse derselben für die Pflanzen Mitteleuropas.
6. Blütenbiologische Beobachtungs- und Untersuchungsmethoden. Kritik der Theorien über den Ursprung der Blumen. (L.)

D. Same und Frucht.

I. Folgen der Bestäubung.
a) Ausbleiben derselben, Fruchtungsvermögen, Parthenogenesis.
b) Normale Bestäubung, Befruchtung, unvollkommene Befruchtung, adventive Keime, Polyembryonie.
c) Postfloration: Karpotropische Bewegungen, Veränderungen der Blütenhüllen und der Nachbarorgane der Blüte, Schutzmittel der heranwachsenden Früchte.
d) Same und Frucht im ausgereiften Zustand.

II. Periodicität der Fruchtbildung, einmal und wiederholt fruchtende Pflanzen, Jahreszeit der Fruchtreife, Samenjahre.

III. Aussäungseinrichtungen.
a) Ausstreuvorrichtungen (an der Mutterpflanze).
1. Vorbereitungen für eine zweckmässige Ausstreuung.
2. Fehlen von Ausstreuvorrichtungen.
3. Einrichtungen an Schliessfrüchten: Bodenläufer, Abgliederung der Früchte von der Mutterpflanze entweder automatisch oder mit Unterstützung durch äussere Anstösse.
4. Einrichtungen an aufspringenden Früchten: elastisches Auswerfen der Samen bei Schleuderfrüchten und Ballisten, Aufspringen kapselartiger Früchte bei Xerochasie und Hygrochasie.

b) Schutzmittel der von der Mutterpflanze abgetrennten Samen und Früchte bis zum Eintritt der Keimung: Ruheperiode, Trockenheit, Festigkeit, Hartschaligkeit, Widerstandsfähigkeit, Mimikry; Dauer der Keimfähigkeit.

c) Verbreitungsmittel: Verbreitungsagentien und Verbreitungsausrüstungen, Feststellung der Verbreitungseinheit.

1. Anemochore Ausrüstungen: Körnchen-, Napf-, Scheibendreh-, Blasenflieger, Roller, Walzendreh-, Segel-, Schraubendreh-, Schirm-, Haarflieger, verschiedene Behaarung der Samen und Früchte.
2. Zoochore Ausrüstungen.
   α) Epizoische Einrichtungen: Anheftung an Tiere vermittelst Wasser, Schlamm, klebrige und schleimige Oberfläche, Klett- und Häkeleinrichtungen.
   β) Endozoische Einrichtungen: Anlockung von Tieren durch Darbietung von Nährstoffen.
   γ) Synzoische Einrichtungen: Anlockung von Ameisen.
3. Hydrochore Ausrüstungen: Flottierende und schwimmende Samen und Früchte, Hygrochasie.
4. Autochore Ausrüstungen: Kriechbewegungen.
5. Heterokarpie, Amphikarpie u. ä.
6. Mangel von Verbreitungsausrüstungen und ihr Ersatz.

IV. Schutzmittel des Individuums gegen die Schwächung durch die geschlechtliche Fortpflanzung: Vernarbung der Wunden nach Abgliederung der Früchte, Abwerfen einer Anzahl von Fruchtanlagen, Bildung von Ersatztrieben nach reichlicher Fruktifikation, Intervalle zwischen Samenjahren.

E. Verhältnis der verschiedenen Vermehrungsarten einer und derselben Species, Überwiegen der geschlechtlichen oder der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, Apogamie. (K.)

Verzeichnis

der wichtigsten zusammenfassenden Schriften über die spezielle Ökologie der Blütenpflanzen Mitteleuropa's.[1])

1. Adlerz, E. Bidrag till knopfjällens anatomi hos träd och buskartade växter. Bihang till k. svensk. Vet. Akad. Handlingar. VI. Nr. 15. Stockholm 1881.
2. Areschoug, F. W. C. Växtanatomiska undersökningar. II. Om den inre byggnaden i de trädartade växternas knopfjäll. Föredrag i Fysiografiska Sällskapet. 1871.
3. — — Beiträge zur Biologie der Holzgewächse. Lund Univ. Arsskrift. XIII. Lund, 1877.
4. — — Der Einfluss des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, insbesondere auf die anatomische Struktur der Blattorgane. Engler's Bot. Jahrbücher. Bd. II. 1882. S. 511—527.
5. — — Beiträge zur Biologie der geophilen Pflanzen. Acta Reg. Soc. Phys. Lund. T. VI. Lund 1896.
6. Axell, S. Om anordningarna för de fanerogama växternas befruktning. Stockholm, 1869.
7. Baranetzky, J. Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora, Bd. 89. 1901. S, 138—239.
8. Behrens, W. J. Die Nektarien der Blüten. Flora, Bd. 62. 1879. S. 2 ff.
9. Berg, E. von. Die Biologie der Zwiebelgewächse. Neustrelitz, 1837.
10. Beyer, H. Die spontanen Bewegungen der Staubgefässe und Stempel. Wehlau, 1888.
11. Bonnier, G. Les Nectaires, étude critique, anatomique et physiologique. Paris, 1879.
12. — — et Flahault, Ch. Observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu. Ann. d sc. nat. Botanique. t. VII. 1879.
13. Braun, A. Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Freiburg i. Br. 1849.
14. — — Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältnis zu Species, Generationsfolge. Generationswechsel und Generationsteilung der Pflanze. Berlin, 1853.
15. — — Über den Samen. Sammlung gemeinverständl. wissenschaftl. Vorträge, herausgegeben v. Virchow-Holtzendorff. Serie XIII, Heft 298. 1878.
16. Briquet, J. Etudes de biologie florale dans les Alpes occidentales. Bull. du Labor. de Botanique générale de l'Univ. de Genève. vol. I. 1896. p. 16—78.
17. Büsgen, M. Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena, 1897.
18. Cadura, R. Physiologische Anatomie der Knospendecken dicotyler Laubbäume. Inaug.-Diss. Breslau 1886.
19. Christ, H. Das Pflanzenleben der Schweiz. Zürich 1879.
20. Costantin, J. Les végétaux et les milieux cosmiques (adaptation, évolution). Paris, 1898.
21. Costantin et d'Hubert. La vie des plantes. Paris 1901.
22. Darwin, Ch. On the various constrivances by which british and foreign Orchids are fertilised by insects and on the good effects of intercrosses. London 1862. — Deutsche Übersetzung, Stuttgart 1862; 2. Ausg. 1877.

[1]) Die spezielle Literatur ist bei den einzelnen Familien angeführt.

23. — — Insectivorous plants. London 1876. — Deutsche Übersetzung, Stuttgart, 1876.
24. — — The effect of cross- and self-fertilisation in the vegetable kingdom. London, 1876. — Deutsche Übersetzung, Stuttgart, 1877.
25. — — The different forms of flowers on plants of the same species. London, 1877. 2. Ed. 1880. — Deutsche Übersetzung, Stuttgart, 1877.
26. — — The power of movement in plants. London 1881. — Deutsche Übersetzung, Stuttgart, 1881.
27. Darwin, Francis. On the hygroscopic mechanism by which certain seeds are enabled to bury themselves in the ground. — Transact. of Linnean Society. Ser. II Vol. 1. 1876.
28. Dassonville, C. Influence des sels minéraux sur la forme et la structure des végétaux. Revue gén. de Botanique. t. X. 1898.
29. De Bary, A. Die Erscheinung der Symbiose. Strassburg, 1879.
30. De Candolle, Alph. Constitution dans le règne végétal de groupes physiologiques. Archives des sc. phys. et nat. t. 50. Genève, 1874.
31. Delpino, F. Sugli apparecchi della fecondazione nelle piante antocarpee (fanerogame). Firenze, 1867.
32. — — Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Atti della Soc. Ital. delle sc. nat. in Milano. vol. XI—XIII. 1868—1874.
33. — — Funzione mirmecofila nel regno vegetale. Mem. della R. Accad. delle sc. dell' Istituto di Bologna. 1886—1889.
34. Dingler, H. Die Bewegung pflanzlicher Flugorgane. München, 1889.
35. Drude, O. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart, 1890.
36. — — Deutschlands Pflanzengeographie. I. Teil. Stuttgart, 1896.
37. Dufour, L. Sur l'influence de la lumière sur la forme et la structure de la feuille. Annales des sciences nat. VII. série. vol. 5. 1887. pag. 311—413.
38. Ekstam, O. Blütenbiologische Beobachtungen auf Novaja Semlja. Tromsö Mus. Aarshefter. 18. Bd. 1897.
39. — — Einige blütenbiologische Beobachtungen auf Spitzbergen. Das. 20. Bd. 1898.
40. Engler, A. und Prantl, K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten. Bd. II—IV, nebst Nachträgen. Leipzig, 1889—1899.
41. Errera, L. Un ordre de recherches trop negligé: l'efficacité des structures défensives des plantes. Bull. de la Soc. bot. Belge. XXV. 1886 p. 80—98.
42. — — et Gevaert, G. Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs. Bull. de la Soc. bot. Belge. XII. 1878. p. 38—181.
43. Feist, A. Über die Schutzeinrichtungen der Laubknospen dicotyler Laubbäume während ihrer Entwickelung. Nova Acta Leop.-Carol. Acad. Bd. 51. 1887. S. 301—344.
44. Fisch, E. Beiträge zur Blütenbiologie. Stuttgart, 1899.
45. Fischer, H. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. Breslau, 1890
46. Francke, A. Einige Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen der Pflanzen. Halle a. S. 1883.
47. Frank, A. B. Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen und ihre Abhängigkeit vom Lichte und von der Gravitation. Leipzig, 1870.
48. — — Über die Lage und die Richtung schwimmender und submerser Pflanzenteile. Cohn's Beitr. z. Biol. der Pflanzen. Bd. I. Heft II. 1872. S. 31—86.
49. Fritsch, K. Über die periodischen Erscheinungen im Pflanzenreich. Prag, 1845.
50. Fritzsche, J. Beiträge zur Kenntnis des Pollens. Berlin, 1832.
51. Gärtner, C. F. Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse. Stuttgart, 1844.
52. Giltay, E. Anatomische Eigentümlichkeiten in Beziehung auf klimatische Umstände. Nederlandsch kruidkundig Archief. II. Ser. 1886. S. 413—440.

53. Goebel, K. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Zeitung. Bd. 38. 1880. No. 45—50.
54. — — Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg, 1889—1892.
55. — — Über die Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzungsber. der k. bayr. Ak. der Wiss. Math.-naturw. Klasse. 1896 S. 447—497.
56 — — Organographie der Pflanzen. Jena, 1898—1901.
57. Grevillius, A. Y. Morphologisch-anatomische Studien über die xerophile Phanerogamenvegetation der Insel Öland. Engler's Bot. Jahrb. f. Systematik etc. Bd. 23. 1896. Heft 1 und 2.
58. Groom, P. Influence of external conditions on the form of leaves. Annals of Botany. VII. 1893. p. 152 f.
59. Grüss, J. Beiträge zur Biologie der Knospe. Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. XXIII. 1892. S. 637—703.
60. Haberlandt, G. Die Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze. Wien 1877.
61. — — Physiologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl. Leipzig 1896.
62. Hansgirg, A. Physiologische und phykophytologische Untersuchungen. Prag, 1893.
63. — — Beiträge zur Kenntnis der Blütenombrophobie. Sitz.-Ber. der k. böhm. Ges. der Wiss. Math.-nat. Klasse. XXXIII. Prag, 1896.
64. — — Neue Untersuchungen über Gamo- und Karpotropismus, sowie über die Reiz- und Schlafbewegungen der Blüten und Laubblätter Das. XXIV. Prag, 1897.
65. — — Neue Beiträge zur Pflanzenbiologie, nebst Nachträgen zu meinen „Phytodynamischen Untersuchungen." Beihefte z. Botan. Centralblatt. Bd. XII. 1902. S. 248—278.
66. — — Phyllobiologie, nebst Übersicht der biologischen Blatt-Typen von einundsechzig Siphonogamen-Familien. Leipzig, 1903.
67. Harz, C. O. Landwirtschaftliche Samenkunde. 2 Bde. Berlin, 1885.
68. Heinsius, H. W. Eenige waarnemingen en beschouwingen over de bestuiving van bloemen der Nederlandsche Flora door Insekten. Bot. Jaarb. Dodonaea. Bd. IV. 1892. S. 54—144.
69. Henslow, G. On the self-fertilisation of plants. Transact. Linn. Soc. London. 2. ser. Bot. vol. I. 1877. p. 317—348.
70. — — The origin of floral structures through insects and other agencies London, 1888
71. — — The origin of plant-structures by self-adaptation to the environment, exemplified by desert or xerophilous plants. Journ. Linn. Soc. London. Bot. vol. XXX. 1894.
72. Herbst, C. Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. Biol. Centralbl. XIV. No. 18 ff. 1894. XV. No. 20 ff. 1895.
73. Hildebrand, F. Die Geschlechterverteilung bei den Pflanzen. Leipzig. 1867.
74. — — Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig, 1873.
75. — — Die Farben der Blüten in ihrer jetzigen Variation und früheren Entwicklung. Leipzig. 1879.
76. — — Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursachen und ihre Entwickelung. Engler's Bot. Jahrbücher. Bd. II. 1881.
77. — — Über den Jugendzustand solcher Pflanzen, welche im Alter vom vegetativen Charakter ihrer Verwandten abweichen. — Flora Bd. 58. 1875. S. 305—330.
78. Hoffmann, H. Resultate der wichtigsten pflanzenphänologischen Beobachtungen in Europa nebst einer Frühlingskarte. Giessen, 1885.
79. — — Phaenologische Beobachtungen. Berichte der Deutschen Bot. Gesellschaft. Bd. IV. 1886. S. 380—399.

80. Husemann, A., Hilger, A. und Husemann, Th. Die Pflanzenstoffe in chemischer, physiologischer, pharmakologischer und toxikologischer Hinsicht 2. Aufl. 2 Bde. Berlin 1882—1884.
81. Huth, E. Die Klettpflanzen. Cassel, 1887.
82. — — Die Verbreitung der Pflanzen durch die Excremente der Tiere. Berlin. 1889.
83. — — Systematische Übersicht der Pflanzen mit Schleuderfrüchten Berlin, 1890.
84. Johow, F. Zur Biologie der floralen und extrafloralen Schauapparate. Jahrb. des kgl. bot. Gartens zu Berlin. Bd III, 1884 S. 47—68.
85. — — Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen. Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. 20. 1889. S. 475—525.
86. Jordan, K. F. Die Stellung der Honigbehälter und Befruchtungswerkzeuge in den Blumen. Flora. Bd. 69. 1886.
87. Irmisch, Th. Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin, 1850.
88. — — Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. I—VI. Abhandl. d. naturf. Ges. zu Halle a. S. 1854—1879.
89. Jungner, R. Klima und Blatt in der Regio alpina. Flora, Bd. 79, 1894. S. 219—285.
90. — — Wie wirkt träufelndes und fliessendes Wasser auf die Gestaltung der Blätter? Stuttgart. 1895.
91. Kerner v. Marilaun, A. Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck, 1863.
92. — — Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden. Innsbruck, 1869.
93. — — Die Schutzmittel des Pollens gegen die Nachteile vorzeitiger Dislokation und gegen die Nachteile vorzeitiger Befruchtung. Innsbruck, 1873.
94. — — Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Innsbruck, 1876; 2. Ausg. 1879.
95. — — Pflanzenleben. 2 Bde. Leipzig und Wien, 1887—1891
96. — — Dasselbe. 2. Aufl. 1896—1898.
96. Kihlman, O. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lappland. Acta soc. pro fauna et flora Fennica VI. No. 3. Helsingfors, 1890.
97. Kirchner, O. Neue Beobachtungen über die Bestäubungs-Einrichtungen einheimischer Pflanzen. Stuttgart, 1886.
98. — — Flora von Stuttgart und Umgebung, mit besonderer Berücksichtigung der pflanzenbiologischen Verhältnisse. Stuttgart, 1888.
99. — — Beiträge zur Biologie der Blüten. Stuttgart, 1890.
100. — — Mitteilungen über die Bestäubungseinrichtungen der Blüten. I—III. Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturk in Württ. Jahrg. 56—58. 1900—1902.
101. Klebs, G. Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Untersuchungen a. d. botan. Institut in Tübingen. Bd. I. 1885. S. 535—635.
102. Knuth, P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. I, II. Leipzig, 1898—1899.
103. Kny, L. Über die Anpassung der Laubblätter an die mechanischen Wirkungen des Regens nnd Hagels. Berichte d. D. Bot. G. Bd. 3. 1885. S. 207—213.
104. Kölreuter, J. G. Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig, 1761.
105. — — Fortsetzung, zweite und dritte Fortsetzung. Leipzig. 1763—1766.
106. Kuntze, O. Die Schutzmittel der Pflanzen gegen Tiere und Wetterungunst etc. Beilage zur Bot. Zeitung. Bd. 35. 1877.
107. Kurr, F. G. Untersuchungen über die Bedeutung der Nektarien in den Blumen. Stuttgart, 1832.
108. Lazniewski, W. v. Beiträge zur Biologie der Alpenpflanzen. Flora, Bd. 82. 1896. S. 224—267.
109. Lecoq, H. Etudes sur la Géographie botanique de l'Europe, et en particulier sur la végétation du plateau central de la France. 9 tomes. Paris, 1854—1858.

110. Leist, K. Über den Einfluss des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Mitteil. d. Naturf.-Ges. Bern, 1889. S. 159—201.
111. Lidforss, B. Zur Biologie des Pollens. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 29. 1896. S. 1—38.
112. — — Weitere Beiträge zur Biologie des Pollens. Daselbst, Bd. 33. 1899. S. 232—312.
113. Lindman, C. A. M. Om postflorationen och dess betydelse sasom skyddsmedel för fruktanlaget. K. Svenska Vetensk.-Akad. Handlingar. Bd. 21. No. 4 Stockholm, 1884.
114. — — Bidrag till kännedomen om Skandinaviska fjellväxternas blomning och befruktning. Bihang till K. Svenska Vetensk.-Akad. Handlingar. Bd. 12. Afd. III. Nr. 6. Stockholm, 1887.
115. Linsser. Untersuchung über die periodischen Erscheinungen des Pflanzenlebens. Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg. VII. Sér. Bd. XI u. XIII. 1867 u. 1869.
116. Loew, E. Beobachtungen über den Blumenbesuch von Insekten an Freilandpflanzen des Botanischen Gartens zu Berlin. Jahrb. des Kgl. Botan. Gartens zu Berlin. Bd. III. 1884. S. 69—118 u. S. 253—296.
117. — — Weitere Beobachtungen über den Blumenbesuch von Insekten an Freilandpflanzen des Botanischen Gartens zu Berlin. Daselbst, Bd. IV. 1886. S. 93—178.
118. — — Blütenbiologische Beiträge. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 22. 1891. S. 445—490. Bd. 23. 1892, S. 207—253.
119. — — Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa, sowie Grönlands. Stuttgart, 1894.
120. — — Einführung in die Blütenbiologie auf historischer Grundlage. Berlin, 1895.
121. Lothelier, A. Influence de l'état hygrométrique et de l'éclairement sur les tiges et les feuilles des plantes à piquants. Lille, 1893.
122. Lubbock, J. On British wild flowers considered in relation to insects. London, 1875.
123. — — Blumen und Insekten in ihrer Wechselbeziehung dargestellt Nach der 2. Aufl. übersetzt von A. Passow. Berlin, 1877
124. — — Flowers, fruits and leaves. London. 1886
125. — — A contribution to our knowledge of seedlings. 2 vols. London 1892.
126. — — On stipules. their form and function. Journ. Linn. Soc. Bot. t. XXVIII. 1891. p. 217—244. t. XXX. 1895. p. 463—532. t. XXXIII. 1897. p. 202—230.
127. — — On buds and stipules. London, 1899.
128. Ludwig, F. Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart, 1895.
129. Lundström, A. Die Anpassungen der Pflanzen an Regen und Tau. Nova acta Reg. Soc. Sc. Upsal. Ser. III. Upsala, 1884.
130. — — Die Anpassungen der Pflanzen an Tiere. Daselbst, Vol. 13, fasc. 2. 1887.
131. Mac Dougal. Symbiosis and saprophytism Annals of Botany vol. III. 1899. p. 1—48.
132. Mac Leod, J. De Pyreneeënbloemen en hare bevruchting door insecten. Botan. Jaarboek Dodonaea. III 1891. S 260—485.
133. — — Over de bevruchting der bloemen in het Kempisch gedeelte van Vlaanderen. Daselbst, V. 1893. S. 155—452. VI. 1894. S. 119—512.
134. Magnin, A. Recherches sur la végétation des lacs du Jura. Revue gén. de Botanique, t. V. 1893. p. 241—257, 303—316, 515—517.
135. Marloth, R. Über mechanische Schutzeinrichtungen der Samen gegen schädliche Einflüsse von aussen. Englers bot. Jahrbücher. IV. 1883. S. 225—265.
136. Massart, J. et Vandevelde, J. Parasitisme organique et parasitisme social. Paris, 1898.
137. Mer, E. Recherches sur le causes de la structure des feuilles. Bull. de la soc. bot. de France. t 30, 1883. p. 110—129.
138. Mikosch, K. Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken dicotyler Holzgewächse. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 74. 1876.
139. Mohl, H. v. Über den Bau und die Formen der Pollenkörner. Bern, 1834.

140. — — Über die Symmetrie der Pflanzen. Vermischte Schriften botanischen Inhalts. Tübingen, 1845. S. 12—27.
141. Molisch, H. Untersuchungen über Laubfall. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 93. 1886. S. 148—184.
142. Müller, H. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig. 1873.
143. — — Weitere Beobachtungen über Befruchtung der Blumen durch Insekten. I—III. Verh. d. naturh. Ver. d. preuss. Rheinlande u. Westf. Jahrg. XXXV. 1878, S. 272—329 XXXVI. 1879, S. 198 268. XXXIX. 1882, S. 1—104.
144. — — Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten. Schenk, Handbuch d. Botanik, Bd. I. Breslau, 1878. S. 1—112.
145. — — Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig. 1881.
146. Nilsson, N. H. Dikotyla Jordstammar. Acta Univ. Lund. t. 21. 1885.
147. Nobbe, F. Handbuch der Samenkunde. Berlin. 1876.
148. — — u. Hänlein, H. Über die Resistenz von Samen gegen die äussern Faktoren der Keimung. Die landwirtsch. Versuchsstationen. Bd. 20. 1877. S. 72—96.
149. Nordhausen, M. Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen zur Anisophyllie. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 37. 1901. S. 12-54.
150. Nördlinger, H. Deutsche Forstbotanik. 2 Bde. Stuttgart. 1874—76.
151. Nowaczek, C. Über die Widerstandsfähigkeit junger Keimlinge. Haberlandts wissenschaftl.-praktische Untersuch. Bd. 1. 1875.
152. Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze. 2. Aufl. Leipzig. 1897—1901.
153. Raciborski, M. Die Schutzvorrichtungen der Blütenknospen. Flora. Bd. 81. 1895. S. 151—194.
154. Raunkiär, C. De Danske Blomsterplanters Naturhistorie. 1. Bd.: Enkimbladede. Kopenhagen. 1895—1899.
155. Ravn. F. Kölpin. Om Flydeevnen hos Fröene af vore Vand- og Sumpplanter. Bot. Tidsskrift. 19. Bd. 1894. S. 143—188.
156. Ricca, L. Osservazioni sulla fecondazione incrociata dei vegetali alpini e subalpini. Atti della Soc. Ital. di sc. nat. XIII. 1870. p. 254—263. XIV. 1871. p. 245—264.
157. Rimbach, A. Über die Lebensweise der geophilen Pflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 15. 1897. S. 92-100.
158. Rosenvinge, L. Kolderup. Undersögelser over ydre Faktores Indflydelse paa Organdannelsen hos Planterne. Kjöbenhavn. 1888
159. — — L'organisation dorsiventrale des plantes. Revue de botanique. t. I. 1889.
160. Royer, Ch. La loi de niveau chez les plantes. Bull. de la soc. bot. de France. t. 17, 1870.
161. Sachs, J. Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg. Bd. 2. 1879. S. 226—284.
162. Schäffer, C. Über die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen. Abhandl. a. d. Gebiet d. Naturw. herausg. v. naturw. Ver. Hamburg. 1895.
163. Schenck, H. Die Biologie der Wassergewächse. Bonn, 1885.
164. — — Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. 3. Tle. 1892/3.
165. Schimper, A. F. W. Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. Jena. 1888.
166. — — Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage. Jena. 1898.
167. Schröter, C. u. Kirchner, O. Die Vegetation des Bodensees. Schriften d.

Ver. f. Geschichte des Bodensees u. seiner Umgebung. Heft 25. Lindau. 1896. Heft XXXI. Lindau. 1902.

168. Schübeler, F. C. Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiania, 1873—1875.

169. Schulz, A. Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. 2. Tle. Cassel. 1888. 1890.

170. Schwarz, C. u. Wehsarg, K. Die Form der Stigmata vor, während und nach der Bestäubung bei verschiedenen Familien. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 15. 1884. S. 178—197.

171. Sernander, B. Den Skandinaviska vegetationens spridningsbiologi. Upsala u. Berlin, 1901.

172. Solms-Laubach, H., Graf zu. Über den Bau und die Entwicklung parasitischer Phanerogamen. Jahrb. für wissensch. Bot. VI. 1867/68. S. 509–638.

173. Spencer, H. Principles of Biology. 2 vols. London. 1864–67. — Deutsche Übersetzung von Vetter. Stuttgart, 1876

174. Sprengel, Ch. K. Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793.

175. — — Die Nützlichkeit der Bienen und die Notwendigkeit der Bienenzucht von einer neuen Seite dargestellt. Berlin, 1811.

176. Stadler, S. Beiträge zur Kenntniss der Nektarien und Biologie der Blüten Berlin, 1886.

177. Stahl, E. Über den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 16. 1883.

178. — — Pflanzen und Schnecken. Daselbst, Bd. 22. 1888.

179. — — Regenfall und Blattgestalt. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg. Vol. XI. 1893. p. 98–182.

180. — — Über bunte Laubblätter. Daselbst, Vol. XIII. 1896. p. 137—216.

181. — — Der Sinn der Mycorrhizenbildung. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 34. 1900. S. 539–668

182. Stebler, F. G. u. Schröter, C. Beiträge zur Kenntnis der Matten und Wiesen der Schweiz. Landw. Jahrb. d. Schweiz. Bd. X. 1892.

183. Stroever, V. Über die Verbreitung der Wurzelverkürzung. Inaug.-Diss. Jena, 1892.

184. Thurmann, J. Essai de Phytostatique appliqué à la chaîne du Jura et aux contrées voisines. 2 vol. Bern, 1849.

185. Tschirch, A. Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. Linnaea IX. 1881.

186. Tubeuf, K. v. Samen, Früchte und Keimlinge der in Deutschland heimischen oder eingeführten forstlichen Kulturpflanzen. Berlin, 1891.

187. Vaucher, J. P. Histoire physiologique des plantes d'Europe, ou Exposition des phénomènes qu'elles présentent dans diverses périodes de leur développement. 4 vol. Paris. 1841.

188. Verhoeff, F. Blumen und Insekten der Insel Norderney und ihre Wechselbeziehungen. Nova Acta d. Kais. Leop.-Carol. Akad. d. Naturf. Bd. 61. 1894. S. 45–216.

189. Vesque, J. L'espèce végétale considérée au point de vue de l'anatomie comparée. Ann. d. sc. nat. 6. sér., Botanique. t. XIII. 1882. p. 1–46.

190. Vöchting, H. Über Organbildung im Pflanzenreich. 2 Tle. Bonn, 1878, 1884.

191. Vogler, P. Über die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen. Flora Bd. 89. 1901. S. 1–137.

192. Volkens, G. Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen. Berlin, 1887.

193. Vries, H. de. Beiträge zur speziellen Physiologie landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Landw. Jahrbücher. Bd. 6, 1877. Bd. 8, 1879.

194. — — Über die Kontraktionen der Wurzeln. Daselbst, Bd. 9, 1880.

195. — — Het leven der bloem. Haarlem. 1900.
196. Vuillemin, P. La biologie végétale. Paris. 1888.
197. — — Antibiose et Symbiose. Assoc. franç. pour l'avancement des sciences. Congrès de Paris. 1889.
198. Wagner, A. Zur Kenntnis des Blattbaues der Alpenpflanzen und dessen biologischer Bedeutung. Sitz.-Ber. d. Akad. Wien, Math.-naturw. Klasse. Bd. 101 Abt. I. 1892. S. 487—548.
199. Ward. H. Marshall. Symbiosis. Annals of Botany. Vol. 13. 1899. No. 52.
200. Warming. E. Smaa biologiske og morfologiske Bidrag. Bot. Tidsskrift. 3. Reihe. Bd. 2. 1877. S. 118—130.
201. — — Beobachtungen an Pflanzen mit überwinternden Laubblättern. Bot. Centralbl. Bd. 16. 1883. S. 350 f.
202. — — Biologiske Optegnelser om grönlandske Planter. Bot. Tidsskrift, 15. Bd. 1885; 16. Bd. 1886; 17. Bd. 1889.
203. — — Om Bygningen og den formodede Bestövingsmaade af nogle grönlandske Blomster. Oversigt over d. K. D. Vidensk. Selsk. Forhandl. 1886.
204. — — Om nogle arktiske vaexters biologi. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar. Bd. 12. Afd. III. No. 2. 1886.
205. — — Plantesamfund. Grundträk af den ökologiske Plantegeografie. Kopenhagen. 1895. — Deutsche Übersetzung: Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin. 1896. 2. Aufl. 1902.
206. — — Botaniske Exkursioner. Bot. Tidsskrift. 1890. 1891. 1894. 1897. 1902. Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren. i Kjöbenhavn. 1897.
207. — — Om Lövbladformer. Oversigt over d. K. D. Vidensk. Selsk. Forhandl. 1901.
208. Warnstorf, C. Blütenbiologische Beobachtungen aus der Ruppiner Flora im Jahre 1895. Verh. d. bot. Ver. der Prov. Brandenburg. 38. Jahrg. 1896. S. 15—63.
209. — — Blütenbiologische Beobachtungen bei Neu-Ruppin im Jahre 1896. Zeitschr. d. Naturw. Ver. des Harzes in Werningerode. 11. Jahrg. 1896. S. 9–20.
210. Wettstein, R. v. Über die Schutzmittel der Blüten geophiler Pflanzen. Abhandl. d. deutschen naturw.-med. Ver. f. Böhmen „Lotos". I. 1898.
211. Wichura, M. Über das Blühen, Keimen und Fruchttragen der einheimischen Bäume und Sträucher. Flora. Bd. 40. 1857.
212. Wiesner, J. Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere auf Grösse und Formverhältnisse der Blätter. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 58. 1868.
213. — — Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze. Festschrift der k. k. zool.-botan. Ges. Wien. 1876.
214. — — Zur Erklärung der wechselnden Geschwindigkeit des Vegetationsrhythmus. Österr. Bot. Zeitg. 1889. S. 79—85.
215. — — Die Biologie der Pflanzen. Wien 1889. 2. Aufl. 1902.
216. — — Untersuchungen über den Einfluss der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. I. Die Anisomorphie der Pflanze. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 101. 1892. S. 657.
217. — — Über ombrophile und ombrophobe Pflanzenorgane. Daselbst. Bd. 102. 1893.
218. — — Über Trophien nebst Bemerkungen über Anisophyllie. Berichte d. D. Bot. Ges. Bd. 13. 1895. S. 481—495.
219. — — Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. I. II. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 102. 1893. S. 291—350. Bd. 104. 1895. S. 605—711.
220. — — Untersuchungen über die mechanische Wirkung des Regens auf die Pflanzen. nebst Beobachtungen und Bemerkungen über sekundäre Regenwirkungen. Annales du Jardin bot. de Buitenzorg. Bd. 14. 1897. S. 277—353.
221. — — Über die Formen der Anpassung des Laubes an die Lichtstärke. Biolog. Centralbl. 1899. No. 1.

222. Wigand, A. Der Baum. Braunschweig, 1854.
223. Willis, J. C. and Burkill, J. H. Flowers and insects in Great Britain. Part I. Annals of Botany. Vol. 9. 1895.
224. Willkomm, M. Forstliche Flora von Deutschland und Österreich. 2. Aufl. Leipzig 1887.
225. Winkler, A. Über die Keimblätter der deutschen Dicotylen. Verhandl. des bot. Vereins der Prov. Brandenburg. Bd. XVI. 1874 u. Bd. XXVI. 1884.

Erklärung

der für die ökologischen Einrichtungen der Blütenpflanzen gebrauchten Kunstausdrücke.[1])

A (Müller) als Blumenklasse bedeutet Blumen mit völlig offen liegendem Nektar.

A B (Müller) als Blumenklasse bedeutet Blumen mit halb verborgenem Nektar.

Ablaufwinkel oder Abspreizwinkel: Der Winkel, den die Richtung eines Seitenorganes mit der des Mutterorganes bildet, z. B. der Neigungswinkel der Seitenachse zur Hauptachse.

Ableger (Kerner): Ein auf ungeschlechtliche Weise entstandenes neues Individuum, bezw. dessen Anfangsstadium (Spore, Brutknospe).

Acarodomatien (Lundström) = Milbenwohnungen: Von Milben bewohnte Domatien (siehe diese).

Acarophilie (Lundström): Anpassung von Pflanzen an das Zusammenleben mit Milben.

Adelphogamie (Loew!) = Geschwisterkreuzung: Die Bestäubung zwischen Blüten verschiedener, aber nahe verwandter Pflanzenstöcke derselben Species.

Adventive Bildungen (De Candolle) sind solche, welche aus Dauergewebe (nicht aus dem embryonalen Gewebe am Vegetationspunkte) hervorgehen. Bei einer weiteren Fassung des Begriffs (Goebel) werden alle Organe als „adventiv" bezeichnet, die an ungewöhnlichen Stellen entstehen: z. B. Knospen an Blättern, an Wurzeln etc., auch wenn sie schon früh angelegt werden.

Adventivkeimlinge (Strasburger) gehen nicht aus der Eizelle des Embryosackes, sondern aus Zellen des ihn umgebenden Nucellargewebes hervor.

Adverse Anpassung = Schutzmittel: Eine zum Schutz gegen schädliche Bedingungen und Organismen dienende Anpassung.

Adynamandrie (Delpino): 1. Physiologische Unwirksamkeit des Pollens auf die Narbe der eigenen Blüte bei übrigens normaler Beschaffenheit der Pollenkörner. 2. Funktionsunfähigkeit der männlichen Geschlechtsorgane überhaupt.

Adynamogynie (Loew!): Die Funktionslosigkeit der weiblichen Geschlechtsorgane in der Blüte.

Aëromorphosen (Herbst): Diejenigen Organisationsverhältnisse amphibischer Pflanzen, welche durch den Aufenthalt an der Luft hervorgerufen werden (z. B. Bildung von Spaltöffnungen, die an untergetauchten Organen fehlen).

Aërophyten siehe Epiphyten.

Agamandröcie (v. Uexküll): Vorkommen von geschlechtslosen, männlichen und zwitterigen Blüten auf demselben Individuum.

Agamogynöcie (v. Uexküll): Vorkommen geschlechtsloser und weiblicher Blüten in demselben Blütenkopf einer Komposite.

Agamogynomonöcie (v. Uexküll): Vorkommen von geschlechtslosen, weiblichen und zwitterigen Blüten auf demselben Individium.

Agamomonöcie (Errera und Gevaert): Vorkommen zwitteriger und geschlechtsloser Blüten auf demselben Pflanzenindividuum.

Agamotrop (Hansgirg) sind Blüten, deren Blütenhülle sich nach dem Auf-

[1]) Die im vorliegenden Werk neu eingeführten Kunstausdrücke sind durch ein ! hinter dem Autornamen gekennzeichnet.

blühen nicht mehr schliesst, sondern bis zum Verblühen offen bleibt.

Aitiomorphose (Pfeffer) = Xenomorphose, aber nicht = Heteromorphose: Eine durch äussere Faktoren induzierte Gestaltung. Vgl. Mechanomorphose.

Akarpotropisch (Hansgirg) sind solche Blütenstiele und Stiele von Blütenständen, welche nach dem Blühen keine zur Ausstreuung der Samen in Beziehung stehende Krümmungsbewegungen ausführen.

Aktivitätshyperplasie (Küster): Eine durch stärkere Inanspruchnahme erzeugte, von Zellteilungen begleitete, abnorm reichliche Gewebeentwickelung, z. B. die Vermehrung der mechanischen Elemente infolge stärkerer mechanischer Beanspruchung.

Allogamie (Kerner) = Fremdbestäubung: Belegung einer Narbe durch Pollen, der aus einer andern Blüte derselben Pflanzenart stammt.

Allokarpie (Errera und Gevaert): Ausbildung von Frucht und Same infolge von Allogamie.

Allotrop (Loew): 1. Insektenblüten von niederer Anpassungsstufe; 2. die am wenigsten für das Blumenleben organisierten unter den Bestäubung vollziehenden Insekten (wie blumenuntüchtige Dipteren, kurzrüsselige Hymenopteren, Käfer).

Allotroph (Pfeffer) = heterotroph: Pflanzen, welche nicht im stande sind, Kohlensäure zu assimilieren.

Ameisenpflanze siehe Myrmekophyt.

Aminoid (Kerner) sind solche Düfte, welchen primäre, sekundäre oder tertiäre Amine (z. B. Trimethylamin) zu Grunde liegen.

Amphigam (Loew!) sind Pflanzen, die sich — je nach Umständen — bald auf exogamem, bald auf endogamem Wege befruchten.

Amphikarpie (Treviranus): Ausbildung von unterirdischen Früchten (aus kleistogamen Blüten) neben normalen oberirdischen, aus chasmogamen Blüten hervorgehenden.

Amphitroph (Wiesner): Organe, deren beide Seitenflanken in der Entwicklung begünstigt sind.

Anabionten (A. Braun): Dauerpflanzen, mehrmals blühend und fruchtend.

Analoge Organe sind Organe von ähnlicher Gestalt und Funktion bei verschiedenen Verwandschaftskreisen, die ihre Ähnlichkeit nicht der phylogenetischen Zusammengehörigkeit, sonden der gleichen Anpassung verdanken (z. B. fleischige Stengel der *Euphorbiaceen* und *Cactaceen*).

Androdiöcie (Darwin): Es sind bei derselben Pflanzenart männliche und zwitterige Blüten auf getrennten Individuen vorhanden.

Andröcie (v. Uexküll): Vorkommen rein männlicher Individuen bei einer Pflanzenart, ohne dass weibliche vorhanden sind.

Androgynie (Mannweibigkeit): 1. Das Auftreten männlicher Blüten an sonst weiblichen Blütenständen. 2. Das Hintereinanderauftreten erst von männlichen, dann von weiblichen Blüten an derselben Infloreseenz. — Ursprünglich bei Linné = Monoecie.

Androgyno diöcisch (Schröter) sind Pflanzen, die neben zwitterigen Exemplaren auch monöcische Individuen hervorbringen, die männliche und weibliche Blüten tragen.

Andromonöcie (Darwin): Vorhandensein männlicher Blüten neben Zwitterblüten auf demselben Pflanzenindividuum.

Andromorphosen (Schröter!): Durch die Reizwirkungen des Pollenschlauches hervorgerufene gestaltliche Veränderungen.

Anemochor (Ludwig) sind solche Verbreitungseinrichtungen, bei denen der Transport durch die Luftströmungen ausgeführt wird.

Anemogamae (Kirchner!) = Windblütler: Diejenigen Blütenpflanzen, bei denen die Übertragung von Pollen auf das weibliche Organ durch den Wind vollzogen wird.

Anemophilae siehe Anemogamae.

Anemophob (Hansgirg) = windfürchtend, wird von Einrichtungen zum Schutz gegen Schädigungen durch den Wind gebraucht, aber auch von Pflanzen, welche solche besitzen.

Anisomorphie (Wiesner): Jene Grundeigentümlichkeit der lebenden Pflanzensubstanz, der zufolge die verschiedenen Organe der Pflanze je nach ihrer Lage zum Horizont oder zur Abstammungsachse die Fähigkeit haben, verschiedene typische Formen anzunehmen.

Anisophyllie (Wiesner): Die Erscheinung, dass an plagiotropen Sprossen die oberseits gelegenen Blätter eine geringere Masse und ein geringeres Volumen besitzen, als die unteren, während die seitlichen Blätter ein mittleres Verhalten zeigen.

Man unterscheidet:

Laterale Anisophyllie: Nur die Seitensprossen radiärer isophyller Hauptsprosse sind anisophyll.

Habituelle Anisophyllie: Das ganze Sprosssystem ist anisophyll und die Ungleichblättrigkeit ist durch Erblichkeit so fixiert worden, dass sie sich durch künstliche Lagenveränderung nicht mehr beeinflussen lässt.

Gemeine Anisophyllie: Die Ungleichblättrigkeit wird durch die Lage des Sprosses zum Horizont in hohem Grade beeinflusst.

Anisostylie (Loew): Ausbildung kurz- und langgriffliger Blüten bei derselben Pflanzenart ohne Änderung der sexuellen Eigenschaften.

Anisotropie (Sachs): Die Tatsache, dass die verschiedenen Organe einer Pflanze unter der Einwirkung derselben äusseren Kräfte die mannigfaltigsten Richtungen annehmen. — Pfeffer dehnt den Begriff auf ungleiche Reaktionsfähigkeit im allgemeinen aus: anisotrope Organe reagieren auch auf diffuse Reize einseitig, isotrope (physiologisch radiäre) Organe nur auf einseitige Reize.

Ankerkletten (Huth): Klettfrüchte, deren ankerartige Fortsätze die Frucht im Schlamm befestigen.

Anthesis (Bischoff): Die Entwickelung der Blütenorgane vom Ende des Knospenzustandes bis zum Eintritt des Verblühens.

Antibiose (Vuillemin): Eine Beziehung zwischen zwei lebenden Wesen, bei der das eine auf das andere eine zerstörende Wirkung ausübt.

Aphotometrisch (Wiesner) = lichtvag, ist ein Organ, das keine festen Beziehungen zum Lichteinfall zeigt.

Aphyllen (Schimper) = Blattlose, sind solche Pflanzen, welche rudimentäre oder gar keine Blätter besitzen.

Apogamie (De Bary) = Zeugungsverlust: Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung und Ersatz derselben durch einen andern Vermehrungsprozess.

Arbeitender Laubspross (Koehne): Der Laubspross, der assimilierende Blätter trägt (= Mittelblattstamm Kerners).

Archikleistogam (Knuth emend. Loew) sind dauernd geschlossen bleibende Blüten, deren Organe im Vergleich zu den offenen Blüten eine beträchtliche Verkleinerung und Reduktion zeigen.

Asymmetrisch ist ein Organ, welches durch keine einzige Ebene in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften geteilt werden kann.

Asyngamie (Kerner): Das ungleichzeitige Aufblühen verschiedener Individuen derselben Pflanzenart.

Atemwurzeln siehe Pneumatophoren.

Aussäungseinrichtungen: Einrichtungen, welche die Verbringung der Samen von der Mutterpflanze aus an einen für die Keimung geeigneten Ort ermöglichen; sie lassen sich meistens in Ausstreuvorrichtungen und Verbreitungsmittel unterscheiden.

Ausstreuvorrichtungen (Vogler): Einrichtungen an der Mutterpflanze zur Ablösung der Samen oder Früchte.

Autochor (Kirchner!) sind solche Verbreitungseinheiten, deren Transport durch Eigenbewegungen erfolgt.

Autogamie (Delpino) = Selbstbestäubung: Belegung einer Narbe durch Pollen, welcher aus derselben Zwitterblüte stammt. Die Autogamie wird spontan oder direkt genannt, wenn sie ohne fremde Hilfe zustande kommt, indirekt, wenn sie durch äussere Agentien veranlasst wird.

Autogene Reize (Pfeffer): Die inneren Faktoren, welche die Gestaltung bedingen.

Autogenetisch (Körnicke) heisst die Befruchtung infolge der Bestäubung des weiblichen Organes mit Pollen von demselben, oder doch aus demselben Samen abstammenden Individuum.

Autokarpie (Errera und Gevaert): Ausbildung von Frucht und Same infolge von Autogamie.

Autonom (Kirchner!) sind solche Sprosse, welche selbständig sich in eine für ihre Ernährung günstige Stellung bringen und darin erhalten.

Autotroph 1. (Pfeffer): Solche Pflanzen, welche sich lediglich von unorganischen Nährstoffen ernähren (= Autophyten. Warming). 2. (Frank) Saprophyten, welche mit eigenen Ernährungsorganen organische Nahrung aufnehmen.

Auxese (Weisse): Durch die Lage zum Muttersprosss bedingte einseitige Förderung der Seitenorgane eines Zweiges, z. B. Ektauxese, Endauxese, Heterauxese. Die verwandten Ausdrücke Wiesner's, Ektotrophie und Endotrophie, sagen dagegen schon etwas über den Einfluss der Ernährung aus. Pfeffer beschränkt den Wiesner'schen Begriff der „Trophien" auf einseitige Verdickung eines dorsiventralen Organes und behält den Ausdruck „Auxese" für die Förderung seitlicher Organe eines Seitenastes bei.

Auxoblast (Kirchner!) = Vermehrungsspross: Solche Sprosse, welche der vegetativen Vermehrung dienen.

B (Müller) als Blumenklasse bedeutet Blumen mit völlig geborgenem Nektar, aber noch ohne bestimmte Anpassung an einen besonderen Besucherkreis.

B′ (Müller) als Blumenklasse bedeutet Blumengesellschaften mit völliger Nektarbergung.

Ballisten (Kerner): Früchte, welche, ohne einen selbsttätigen Ausschleuderungsmechanismus zu besitzen, infolge eines äusseren Anstosses die Samen auf einige Entfernung hin auswerfen.

Barymorphose (Sachs): Ein durch die Schwerkraft als auslösenden Reiz veranlasstes Organisationsverhältnis.

Bastard: Auf geschlechtlichem Wege erzeugte Pflanzenform, deren Eltern verschiedenen Arten angehören.

Bauchsammler (Müller): Langrüsselige Bienen, bei denen die Unterseite des weiblichen Hinterleibes eine dichte Bürste starrer, etwas nach hinten gerichteter Borstenhaare trägt; in dieser Bauchbürste sammelt sich beim Besuch geeigneter Blüten der Pollen an.

Beköstigungsantheren (Müller): Abweichend gebildete Staubbeutel, deren Pollen nicht zur Bestäubung dient, sondern den Besuchern preisgegeben wird, im Gegensatz zu Befruchtungsantheren.

Benzoloid (Kerner) sind solche Düfte, welche sich von Körpern der aromatischen Reihe ableiten.

Bereicherungssprosse (A. Braun) teilen sich in die gleiche Arbeit unter sich und mit ihrer Abstammungsachse, vermehren also nur die Anzahl der vorhandenen Blätter, Blüten und Früchte.

Bienenblumen (Müller): Entomogame Blüten, welche der Bestäubung durch Bienen angepasst sind.

Bilateral 1. (Sachs): Ein Organ, das nur in zwei aufeinander senkrechten Richtungen in je zwei spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegt werden kann. Ein bilateral symmetrisches Organ hat eine vordere und hintere, eine rechte und linke unter sich jeweils spiegelbildlich gleiche Seite. 2. (Frank): Derjenige Zustand eines flächenförmigen Organes oder Organismus, wo derselbe zwei verschieden gebaute Seiten unterscheiden lässt (Flechtenthallus ohne Symmetrie, Laubblatt mit Symmetrie).

Binsenblätter (Hansgirg): Ungeteilte, sitzende, ganzrandige, stielrunde, faden- oder pfriemenförmige, von grossen Intercellularräumen durchzogene Blätter von Wasser- und Sumpfpflanzen.

Biversale Anpassung: Eine Einrichtung, die gleichzeitig als Schutzmittel gegen schädigende und als Ausnützungsmittel nützlicher Bedingungen dient.

Blasenflieger (Dingler): Anemochore

Früchte oder Samen von annähernd kugeliger Gestalt, welche wegen ihres Gehaltes an luftgefüllten Hohlräumen ein geringes spezifisches Gewicht besitzen, und bei ruhiger Luft geradlinig senkrecht fallen.

Blattkletterer sind Rankenpflanzen, bei welchen einzelne Teile des normalen Blattes reizbar sind und die Funktionen von Ranken haben.

Blattmosaik (Kerner): Die Anordnung der Blätter eines Sprosssystems im Sinne einer möglichst geringen gegenseitigen Beschattung.

Blattranker (Schenck) sind Kletterpflanzen mit fadenförmigen ausschliesslich der Befestigung dienenden Blattorganen.

Blattstecklinge sind aus Adventivsprossen auf Blättern hervorgegangene neue Pflanzen (z. B. an den abgelösten unteren Blättern von *Nasturtium lacustre*).

Blattsucculenten siehe Chylophyllen.

Blendarten (Focke): Samenbeständige Rassen, die aus Bastarden hervorgegangen sind.

Blendling (C. Koch): Das Mischlingsprodukt von Pflanzenvarietäten im Gegensatz zu Artbastarden.

Blumengesellschaften (Müller): Blütenstände, die aus kleinen, dicht beisammenstehenden Insektenblüten mit vollständiger Nektarbergung bestehen.

Bodenhold (Unger) sind Pflanzen, welche eine Vorliebe für gewisse Böden haben, ohne ausschliesslich auf dieselben angewiesen zu sein.

Bodenläufer (Sernander): Losgerissene, mit Früchten und Samen besetzte Sprosse oder Sprosssysteme, welche von Stürmen umhergetrieben werden.

Bodenstet (Unger) sind solche Pflanzen, welche ausschliesslich auf bestimmten Boden vorkommen, z. B. auf kalkreichen Boden (kalkstet).

Bodenvag (Unger) sind Pflanzen, welche keine bestimmten Ansprüche an die Eigenschaften des Bodens stellen, auf allen möglichen Bodenarten vorkommen.

Bogenblätter (Kerner): Lange schmale Blätter, welche einen nach oben konvexen Bogen bilden als Schutz gegen Regen und Wind und zur besseren Ausnützung des Lichtes.

Bohrkletten (Huth): Klettfrüchte, welche sich selbst in den Boden eingraben.

Brennblätter (Hansgirg): Mit Brennhaaren besetzte Blätter zoophober Pflanzen.

Brutknolle (Bischoff) ist ein mit verdickter speichernder Achse versehener, sich ablösender und der Vermehrung dienender Spross.

Brutzwiebel (Bischoff) ist ein mit zahlreichen speichernden Niederblättern versehener, durch Ablösung zur Vermehrung dienender Spross.

Büsche (Krause) = Virgultae: Dauerpflanzen (mehrmals blühende Pflanzen, ausdauernde oder perennierende Gewächse), bei denen Langtriebe zwar zu allen Jahreszeiten vorhanden sind, meist mehr als einjährige Dauer besitzen, aber hapaxanth sind (*Rubus*).

Cardinalgrade pflanzlicher Funktionen sind: 1. Die tiefste Temperatur, bei welcher eine bestimmte Funktion noch stattfindet, = unterer Nullpunkt, 2. diejenige Temperatur, bei welcher die betreffende Funktion ihre höchste Intensität erreicht (Optimum), 3. die höchste Temperatur, bei welcher sie noch stattfindet (oberer Nullpunkt).

Cauliflorie (Schimper): Das Hervortreten der Blüten aus älteren Holzteilen.

Centrifugale Wasserableitung (Kerner) ist die Leitung des auf die Pflanze fallenden Regenwassers nach der Peripherie der Pflanze, infolge der nach aussen hin abschüssigen Stellung der Blattflächen.

Centripetale Wasserableitung (Kerner) haben solche Pflanzen, bei welchen infolge der Stellung von Blättern und Zweigen das auffallende Regenwasser vorzugsweise dem Stamm zugeleitet wird und demselben entlang abwärts fliesst.

Chalazogamen (Treub): Blütenpflanzen (Siphonogamen), deren Pollenschlauch nach der Bestäubung nicht

auf dem gewöhnlichen Wege durch die Mikropyle der Samenanlage, sondern vom Chalazaende her zur Eizelle vordringt.

Chasmanther (Ascherson) sind solche kleistogame Blüten, deren Antheren sich öffnen und den Pollen austreten lassen.

Chasmogam (Axell) sind Blüten, in denen die Bestäubung bei geöffneten Blütenhüllen eintreten kann.

Chasmopetalie (Loew!): Das andauernde Geöffnetsein der Blütendecken im Gegensatz zu Kleistopetalie.

Chasmophyten (Schimper): Diejenigen Bestandteile der Felsflora, welche die Spalten bewohnen.

Chemomorphose (Herbst): Ein durch die Reizwirkung einer chemischen Substanz („Wuchsenzym") ausgelöster Gestaltungsvorgang, z. B. viele Gallenbildungen.

Chionophob (Hansgirg) = schneefürchtend, wird von Eigenschaften und Erscheinungen (z. B. Bewegungen) gebraucht, welche als Schutzmittel gegen Schädigungen durch Schnee aufgefasst werden.

Chylokaulen (Schimper) = Stammsucculenten, sind xerophytische Aphyllen mit fleischigem Stengel.

Chyllophyllen (Schimper) = Blattsucculenten, sind xerophytische Pflanzen mit fleischigen Blättern.

Commensalismus (Warming) ist das Verhältnis zwischen Pflanzenarten, welche den Nahrungsvorrat in Luft und Boden, oder in Wasser und Boden, oder in Wasser, Boden und Luft miteinander teilen; also die freieste, loseste Form des Zusammenlebens.

Compasspflanzen (Stahl) sind Xerophyten, welche durch Meridianstellung der Blätter eine Herabminderung der Erwärmung und damit der Transpiration erreichen.

Cönomonöcie (Kirchner) siehe Trimonöcie.

Converse Anpassung = Nutzmittel: Eine zur Ausnützung bestimmter Bedingungen dienende Einrichtung.

D (Müller) als Blumenklasse bedeutet Dipterenblumen, siehe diese.

Dauerpflanzen siehe Anabionten.

Dauerstauden (Krause) = Dietesiae, ♃: sind solche Gewächse mit perennierenden oberirdischen Organen, bei denen nur Kurztriebe perennieren, während die Langtriebe fehlen oder kurzlebig und hapaxanth sind (z. B. *Viola silvatica*).

Dehnsprosse (Koehne) = Langtriebe, Kraftsprosse, Kraftzweige: haben verlängerte Glieder, auseinandergerückte Blätter und unbegrenztes Wachstum.

Deperulation (Masters) = Entschuppung: Der Vorgang des Austreibens der Knospen, des Abwerfens der Knospenschuppen. Calyptrale D. ist diejenige Form des Austreibens bei Coniferen, wo die Knospenschuppen mitraartig abgeworfen werden; tubuläre die, wo die Schuppen am Grunde des Triebes als kurze Röhre stehen bleiben.

Dichogamie (Sprengel): Ungleichzeitiges Reifwerden der beiderlei Geschlechtsorgane in einer Zwitterblüte. (Bei Delpino = Allogamie.)

Dichotypie (Focke): Das Auftreten von zwei oder mehreren ungleichen Bildungstypen des nämlichen Organes auf ein und demselben Stock.

Dickblatt (Kerner): Ein fleischiges (succulentes), an Trockenheit angepasstes Blatt, wie sie bei den Chylophyllen vorkommen.

Dicyklisch (Warming): Ein Spross, welcher im zweiten Jahre seines Lebens blühbar wird.

Dietesiae siehe Dauerstauden.

Dimorphismus (Darwin): Vorhandensein zweier verschiedener heterostyler Blütenformen bei derselben Pflanzenart.

Dipterenblumen (Müller): Entomogame Blüten, welche der Bestäubung durch Dipteren angepasst sind.

Disjuncte Symbiose (Pfeffer): Das auf Gegenseitigkeit beruhende Wechselverhältnis zweier nicht miteinander verketteter Organismen, z. B. von Blumen und Insekten oder Pflanzen und Ameisen, zwischen den zwei Mikroben einer Mischinfektion etc.

Distelblätter (Hansgirg): Durch Dornen oder Stacheln gegen Tierfrass geschützte Blätter.

Domatien (Lundström): Bestimmt gestaltete Höhlungen oder andere Gestaltungen an Pflanzenorganen, welche regelmässig von Insekten und anderen kleinen Tieren bewohnt werden, die der Pflanze irgend einen Nutzen bringen.

Doppelbestäubung (Kölreuter) = gemischte Bestäubung: Die gleichzeitige Belegung der Narbe mit zweierlei Pollensorten.

Doppelte Befruchtung (Guignard): Die neben der normalen Sexualkernpaarung eintretende Verschmelzung des zweiten männlichen Kerns mit dem Embryosackkern.

Dorsiventral (Sachs) gebaut ist ein Organ, das nur durch eine einzige Ebene symmetrisch halbiert werden kann, das also gleichsam eine Rücken- und eine Bauchfläche besitzt. — Goebel gebraucht diese Bezeichnung als Synonym von zygomorph auch für Blüten.

Drüsenblätter (Hansgirg): Mit Schleim oder andere klebrige Exkrete aussondernden Drüsenhaaren oder Drüsenzotten besetzte Blätter.

Düngerzeiger (Stebler und Schröter): Pflanze, welche durch animalische Düngung in ihrem Wachstum begünstigt wird, und andere vertreibt.

Dystrop (Loew): Blüten besuchende Insekten mit einer auf Zerstörung von Pflanzen berechneten Körperorganisation (wie Ameisen), welche als Bestäuber nur eine sehr untergeordnete Rolle spielen.

Edaphisch (Schimper): Den Boden betreffend; z. B. „edaphische Faktoren" = Einflüsse der Bodenbeschaffenheit.

Edaphophyten (Schröter!) siehe Euphyten.

Einachsig siehe Sprossverkettung.

Eintagsblüten (Kerner) siehe ephemer 2.

Ekelblumen (Müller): Dipterenblumen von trüber Färbung und urinösem oder Aasgeruch.

Ektauxese (Weisse): Die durch die Lage zum Muttersspross bedingte Förderung der an der Aussenseite eines Zweiges stehenden Organe.

Ektoparasit = Aussenschmarotzer: Diejenigen Schmarotzer, welche nur mit einem Teil ihrer Organe in das Innere des Wirtes eindringen (Epiphytische Parasiten, De Bary).

Ektotroph (Frank) heissen solche Mykorrhizen, welche aussen von einem Pilzmantel umhüllt sind.

Emers (Bischoff) = auftauchend: Organe von Wasser- und Sumpfpflanzen, die über dem Wasserspiegel vegetieren.

Enantiostyl (Todd) sind Blüten, in denen die Griffel bald rechts, bald links von der Blütenachse hervorstehen, während die Staubblätter die entgegengesetzte Stellung besitzen.

Endogamie (Loew!): Ein Befruchtungsakt, bei dem die kopulierenden Sexualkerne ihrem Ursprunge nach aus derselben Kernpaarung oder aus zwei nahezu gleichwertigen Kernpaarungen durch vegetative Weiterteilung hervorgegangen sind.

Endoparasit = Innenschmarotzer: Vollständig im Innern seines Wirtes lebender Schmarotzer (Endophytischer Parasit, De Bary).

Endotroph: 1. (Wiesner): seitliches Organ, welches seine der Mutterachse zugekehrte innere Seite stärker ausbildet; 2. (Frank): solche Mykorrhizen, bei denen die Pilzfäden das Innere der oberflächlichen Zellgewebe bewohnen.

Endozoisch (Sernander) sind solche zoochore Verbreitungseinheiten, welche von pflanzenfressenden Tieren verschlungen und mit den Exkrementen wieder abgesetzt werden.

Entomogamae (Kirchner!) = Insektenblütler: Diejenigen Blütenpflanzen, bei denen die Übertragung von Pollen auf die Narbe durch Insekten vollzogen wird.

Entomophilae siehe Entomogamae.

Epharmose (Diels) = Epharmonie (Vesque): Die gesamte Anpassung einer Pflanze, die Harmonie zwischen ihrem Bau und den äusseren Bedingungen.

Ephemer: 1. Solche Pflanzen, welche in einer und derselben Vegetationsperiode mehrmals Früchte hervorbringen; 2. (Hansgirg): Blüten, welche nach einmaligem Aufgehen sich schliessen und verwelken.

Epiklin (Kirchner!) sind solche Sprosse, welche zur Erlangung und Beibehaltung einer für ihre Ernährung günstigen Lage einer Stütze oder eines ähnlichen fremden Haltes bedürfen.

Epinastie (Sachs): Gefördertes Längenwachstum der Oberseite eines Organes. — Pfeffer beschränkt den Begriff der „Nastien" auf die durch allseitige Reize, also vermöge der physiologischen Dorsiventralität erzeugten Krümmungen, während die durch einseitige Reize verursachten Krümmungen als „Tropismen" (Geotropismus etc.) bezeichnet werden.

Epiphyten: Autotrophe Pflanzen, welche sich mit ihrem ganzen Körper oberhalb des Bodens befinden, auf andern Pflanzen haften.

Epiphytoid (Johow): Diejenigen phanerogamen Schmarotzerpflanzen, welche sehr wahrscheinlich von autotrophen Epiphyten abstammen (z. B. Viscum).

Epitroph (Wiesner) ist ein dorsiventrales Organ, das auf der Oberseite stärker entwickelt ist. Vgl. Auxese.

Epizoisch (Sernander): Zoochore Verbreitungseinheiten, welche sich an vorüberkommende Tiere anheften und von diesen unabsichtlich längere oder kürzere Strecken transportiert werden.

Erdhölzer (Willkomm): Niederliegende Kleinsträucher und Halbsträucher, deren Stämme teilweilse unter dem Boden oder der Bodendecke verborgen sind. Drude schliesst dieselben (z. B. *Dryas octopetala*, *Linnaea borealis*) von den Holzpflanzen aus und rechnet sie zu seinen „Holzstauden".

Erdstauden (Drude): Redivive Stauden, welche eine als solche perennierende Grundachse haben und Kraftknospen entwickeln.

Erhaltungssprosse (A. Braun): Sprosse, welche oft mit Baustoffspeichern ausgerüstet, die Erhaltung des Individuums über Kälte- oder Trockenperioden bezwecken (Knospen, Zwiebeln, Knollen etc.).

Erstarkungssprosse (A. Braun) sind die dem blütentragenden Spross voraufgehenden, allmählich kräftiger werdenden, notwendigen Sprosse. Sie führen direkt vom Keimspross zum Blütenspross.

Etesiae siehe Zeitstanden.

Euephemer (Hansgirg) sind ephemere Blüten, welche im Laufe von 24 Stunden sich öffnen und wieder schliessen.

Euphotometrische Organe (Wiesner) treiben die grösste Lichtökonomie: euphotometrische Blätter z. B. stellen sich so, dass sie genau senkrecht zum stärksten diffusen Licht des ihnen zugewiesenen Lichtareals stehen.

Euphyten (Johow): Pflanzen, deren Wurzeln im Boden und deren Assimilationsorgane an der Luft sich befinden, also gewissermassen die Normalpflanzen.

Euphytoid (Johow) sind solche phanerogame Schmarotzerpflanzen, welche aus autotrophen Bodenpflanzen sich entwickelt haben (z. B. *Orobanche*, *Rhinanthaceen* etc.).

Eutrop (Loew): 1. Insektenblüten mit ausgeprägten Anpassungen an bestimmte Besucherkreise, namentlich an Bienen und Hummeln; 2. die diesen Blüten speziell angepassten Besucher unter den Insekten (wie langrüsselige Apiden und manche Falter).

Exogamie (Loew!): Ein Befruchtungsakt, bei dem die sich vereinigenden Sexualkerne aus zwei ungleichwertigen Kernpaarungen zwischen entfernter verwandten Gametophyten durch Weiterteilung hervorgegangen sind.

Exotrophie (Wiesner): Die Förderung der äusseren Glieder eines Seitenorgans gegenüber den inneren; äussere Glieder sind die von der Mutterachse abgekehrten. Vgl. Ektauxese.

Extrafloral: Ausserhalb der Blüte befindlich, z. B. Nektarien, Schauapparate.

Extranuptial (Delpino) sind solche Nektarien, deren Sekret in keiner Beziehung zu Bestäubungsvorgängen steht.

F (Müller) als Blumenklasse bedeutet Falterblumen, siehe diese.

Fadenranker (Schenck): Kletterpflanzen mit Achsenranken, die dünn, fadenförmig sind und durch Umwand-

lung von Infloreszenzachsen entstanden sind.

Falterblumen (Müller): Entomogame Blüten, welche der Bestäubung durch Schmetterlinge angepasst sind.

Fäulnisbewohner siehe Saprophyten.

Fettbäume (Russow) sind solche Bäume, bei welchen am Beginn des Winters die gesamte Stärke der Rinde und des Holzes in Fett umgewandelt wird.

Fixe Lichtlage (Wiesner): Die ganz bestimmte, dauernde Richtung eines Organes, besonders eines Laubblattes, zum einfallenden Licht.

Flachblätter (Kerner): Blätter mit flachen ausgebreiteten dünnen Spreiten, besonders an Pflanzen schattiger Wälder auftretend.

Flachsprossgewächse (Kerner): Xerophytische Pflanzen mit blattartig verbreiterten und vertikal stehenden Sprossen.

Fleischfressende Pflanzen (Pfeffer) sind solche, welche mit gewissen Organen kleine Tiere, besonders Insekten, anlocken und festhalten, um sie nach ihrem Tode teilweise aufzulösen und die gelösten Substanzen in sich aufzunehmen.

Fliegenblumen (Müller) siehe Dipterenblumen.

Flottierend (Sernander) sind solche hydrochore Verbreitungseinheiten, welche auf im Wasser schwimmenden Gegenständen liegend oder an ihnen zeitweise befestigt umhertreiben.

Flugfrüchtler (Kronfeld): Pflanzen, deren Samen oder Früchte durch die Ausbildung von dünnen (flügel- oder haarartigen) Anhängen geeignet sind, von Luftzügen gefasst und forttransportiert zu werden.

Folgeblätter (Goebel) = Metaphylle, sind die an der reifen Folgeform auftretenden Blätter, im Gegensatz zu den Jugendblättern (Protophyllen).

Folgeform (Goebel) ist das auf die Jugendform folgende Entwicklungsstadium der Pflanzen.

Formativer Reiz (Virchow): Eine auslösende Einwirkung eines äusseren Faktors (Licht, Schwerkraft etc.), welche auf die Organgestaltung von Einfluss ist, qualitativ neue Gestaltungsvorgänge einleitet. — Küster stellt neuerdings diesem formativen oder morphogenetischen Reiz den „rectipetiven" Reiz gegenüber, der „die Fortführung bereits im Gang befindlicher Bildungsprozesse" veranlasst.

Fremdbestäubung siehe Allogamie.

Fruchtungsvermögen (Gaertner): Die Fähigkeit, Früchte und (embryolose) Samen ohne vorausgegangene Bestäubung oder auch bei Bestäubung mit fremdartigem Pollen, aus den weiblichen Blütenorganen zu bilden.

Fungoid (Johow) sind diejenigen phanerogamen Schmarotzer, deren autotrophe Muttergruppe unbekannt ist, und die sich durch pilzähnlichen Habitus auszeichnen (z. B. *Cytinus*).

Gametophyt (Mac Millan): Die aus der Makrospore (= Embryosack) und der Mikrospore (= Pollenzelle) hervorgehende, geschlechtliche Generation der höheren Pflanzen, welche die bei der Befruchtung zusammentretenden Sexualkerne erzeugt.

Gamotrop (Hansgirg) sind Bewegungen von Pflanzenteilen, die mit dem Schutz der Geschlechtsorgane und mit der Herbeiführung der Bestäubung in Zusammenhang stehen.

Geitonogamie (Kerner) = Nachbarbestäubung: Belegung einer Narbe durch Pollen, welcher aus einer anderen Blüte desselben Pflanzenindividuums abstammt.

Geitonokarpie (Errera und Gevaert): Ausbildung von Frucht und Same infolge von Geitonogamie.

Geoblast (Kirchner!): Unterirdisch lebender Spross = geophiler Spross.

Geokarpie (Treviranus): Unterirdisches Ausreifen von Früchten, welche sich aus einer oberirdisch entwickelten (chasmogamen) Blüte gebildet haben.

Geophil (Areschoug): Unterirdisch lebend. Geophile Pflanzen (die eindeutiger Geophyten genannt werden können) sind solche, welche ihre Erneuerungsknospen unter der Erdoberfläche anlegen, und deren Lichtsprosse also ihre Entwickelung mehr oder weniger unter der Erde durchmachen.

Geschlechterspaltung (Loew!): Bei Zwitterblüten das Auftreten von Sexualformen, die ohne Verkümmerung des einen oder anderen Geschlechts trotzdem die Blüten physiologisch in verschiedenem Grade eingeschlechtig machen, wie Dichogamie, Herkogamie, Heterostylie u. a.

Geschlechterumschlag (Ludwig): Der Wechsel des Geschlechts bei eingeschlechtigen Pflanzen oder Blütenständen.

Gnesiogamie (Loew!): Echte Kreuzung mit frischem Stamm zwischen entfernter verwandten Pflanzen der nämlichen Art; sie hat exogame Befruchtung zur Folge.

Gynandrie (Weibmännigkeit): 1. Das Auftreten weiblicher Blüten an sonst männlichen Blütenständen; 2. das Hintereinanderauftreten erst von weiblichen, dann von männlichen Blüten; 3. die Verwachsung von weiblichen und männlichen Geschlechtsorganen.

Gynodimorphismus (Ludwig): Auftreten von Individuen mit kleineren weiblichen Blüten bei gynodiöcischen Pflanzen.

Gynodiöcie (Darwin): Vorhandensein weiblicher und zwitteriger Blüten auf getrennten Individuen derselben Pflanzenart.

Gynöcie (v. Uexküll): Vorkommen rein weiblicher Individuen bei einer Pflanzenart, ohne dass männliche vorhanden sind.

Gynomonöcie (Darwin): Vorhandensein weiblicher Blüten neben Zwitterblüten auf demselben Pflanzenindividuum.

H (Müller) als Blumenklasse bedeutet Hymenopteren-Blumen, siehe diese.

Haarflieger (Dingler): Anemochore Samen oder Früchte, welche ein durch eine körnchenförmige Last in der Mitte belastetes einfaches Haar darstellen.

Hakenklimmer (Schenck): Kletterpflanzen mit kurzen, hakenförmig gebogenen, später sich verdickenden reizbaren Kletterorganen (Infloreszenzstielen, Dornen).

Halbschmarotzer siehe Hemiparasit.

Halbsträucher (Warming) = Suffrutices: Solche niedrige Pflanzen, deren Zweige normal in grösserer oder geringerer Ausdehnung absterben, entweder weil das Holz nicht in der ganzen Länge des Jahressprosses reif wird, oder weil die Laubsprosse, die von wandernden, wurzelschlagenden Grundachsen ausgehen, normal nach Verlauf einer gewissen Zahl von Jahren absterben (*Rubus Idaeus*, *Vaccinium Myrtillus*).

Halophyten (Schimper) = Salzpflanzen, können einen hohen Prozentsatz von Salzgehalt im Boden ertragen, zeigen meist xerophytische Anpassungen.

Hapaxanth (A. Braun): Nur einmal blühend und fruchtend und zwar:

⊙ Einjährige Sommerpflanze, Keimung und Fruchten im gleichen Sommer.

(··) Einjährige Winterpflanze: Keimung im Herbst, Fruchten im nächsten Sommer.

⊙⊙ Zweijährige Pflanze: Keimung im Frühjahr, Fruchten im folgenden Jahr.

⊙-⊙ Erst nach einer mehrjährigen Erstarkungsperiode blühend (*Orobanche*, manche Palmen, *Bambusen*).

Haustorien (Bischoff) nennt man die in die Wirtspflanze eindringenden Sauggorgane der Schmarotzer.

Hekistothermen (A. De Candolle) ertragen eine Mitteltemperatur des Jahres unter 0°, sie wachsen jenseits der Grenze des Baumwuchses im hohen Norden und in den Gebirgen.

Heliophil (Warming) nennt man ein Organ, das einem starken Belichtungsgrad angepasst ist (heliophiles Blatt = Sonnenblatt).

Heliophob (Warming) nennt man ein Organ, das einem geringen Belichtungsgrad angepasst ist (heliophobes Blatt = Schattenblatt).

Helophyten (Warming) = Sumpfpflanzen: Untere Teile im Süsswasser oder nassen Boden, obere an das Luftleben angepasst.

Helotismus (Warming): Das Verhältnis von Alge und Pilz bei den Flechten.

Die Gegenseitigkeit ist nicht gleich, denn der Pilz kann ohne die Alge nicht leben, die Alge aber wohl, vielleicht sogar normaler. Vom gewöhnlichen Parasitismus unterscheidet sich dieser Fall nur dadurch, dass der Parasit den Wirt in seinen Körper aufnimmt und für einen Teil von dessen Nahrung sorgt.

Hemikleistogamie (Ascherson): Ein Zwischenzustand zwischen Kleisto- und Chasmogamie, z. B. bei *Juncus bufonius*.

Hemiorthomorph (Wiesner) sind symmetrisch gebaute Organe, welche eine vertikale Symmetrieebene besitzen (geradständige Blätter).

Hemiorthotrop (Wiesner): Jedes symmetrische Organ, welches in seiner natürlichen Richtung eine vertikale Symmetrieebene besitzt (z. B. grundständige Blätter).

Hemiparasit (Warming) = Halbschmarotzer: Eine Pflanze, welche ihre Nahrung nur teilweise aus einem lebenden „Wirt" bezieht.

Hemisaprophyt (Warming): Eine Pflanze, welche neben selbständiger Ernährung durch Photosynthese noch sich zersetzende organische Materien aufnimmt.

Hemitrop (Loew): 1. Insektenblüten von einer Anpassungsstufe, welche die Mitte zwischen eutropen und allotropen Blüten hält; 2. Insekten von mittlerer Anpassung an den Blumenbesuch, besonders an die Nektargewinnung (wie blumentüchtige Dipteren, kurzrüsselige Bienen, die meisten Falter).

Hemmungsbildung siehe Hypoplasie.

Herkogamie (Axell): Unmöglichkeit des Eintrittes von spontaner Selbstbestäubung in einer Zwitterblüte infolge der gegenseitigen Stellung der beiderlei Geschlechtsorgane.

Hermaphroditae (Linné) = Zwitterblütige: Pflanzen, in deren sämtlichen Blüten männliche und weibliche Geschlechtsorgane vorhanden sind.

Heterantherie (Müller): Auftreten von Staubblättern ungleicher Ausbildung und Funktion innerhalb derselben Blüte oder auf verschiedenen Individuen derselben Art.

Heteroblastisch (Goebel) ist die Entwicklung einer Pflanze, wenn Jugendform und Folgeform von einander abweichen.

Heterodichogamie (Errera und Gevaert): Vorkommen metandrischer und metagynischer Individuen bei derselben Pflanzenart.

Heterogenetisch (Körnicke) heisst die Befruchtung infolge der Bestäubung des weiblichen Organes mit Pollen von einem andern, aus einem andern Samen hervorgegangenen Individuum derselben Art.

Heterokarpie (Lundström): Ausbildung verschieden gebauter und mit verschiedenen Verbreitungsausrüstungen versehener Früchte bei derselben Art, oft innerhalb desselben Fruchtstandes.

Heteromerikarpie (Delpino): Heterokarpie, welche zwischen verschiedenen Teilfrüchten einer und derselben Frucht auftritt.

Heteromorphose (Pfeffer): Ursprünglich = Xenomorphose, neuerdings von Zoologen für Ersatzneubildungen an ungewöhnlichen Orten oder in ungewöhnlicher Form gebraucht.

Heterophyllie (Goebel): Vorkommen von zweierlei Laubblättern mit verschiedenartiger Ausrüstung bei der Dauerform derselben Pflanzenart.

Heterostylie (Hildebrand): Verschiedenes Längenverhältnis des Griffels zu den Staubblättern an verschiedenen Individuen derselben Pflanzenart bei gleichzeitiger physiologischer Verschiedenheit der ungleichen Blütenformen.

Heterotroph 1. (Pfeffer): Pflanzen, welche nicht im stande sind, Kohlensäure zu assimilieren; 2. (Frank): Humusbewohner, deren Wurzeln als ektotrophe Mykorrhizen entwickelt sind; 3. (Wiesner): Organe, welche auf einer Seite stärker entwickelt sind als auf der andern.

Hibernacula (Linné) = Turiones werden die sich ablösenden Winterknospen der Wassergewächse genannt.

Holoparasit (Warming) = Ganzschmarotzer: Eine Pflanze, welche ihre Nahrung ausschliesslich aus einem lebenden Wirt bezieht.

Holosaprophytisch (Warming): Ausschliesslich von in Zersetzung begriffenen organischen Stoffen sich ernährend.

Holzstauden (Drude) = Halbsträucher z. T.: Niedrige Gewächse mit kurzlebigen, blühenden Trieben und in die Dicke wachsenden holzigen Grundachsen, welche für die Erneuerung der 1- bis 2jährigen Blütentriebe sorgen (*Thymus Serpyllum*, *Helianthemum*, *Lavandula*).

Homoblastisch (Goebel) ist die Entwicklung einer Pflanze dann, wenn Jugendform und Folgeform identisch sind, oder ganz unmerklich in einander übergehen.

Homodichogamie (Errera und Gevaert): Das gleichzeitige Vorkommen homogamer und dichogamer Blüten bei derselben Pflanzenart.

Homogamie (Sprengel): Gleichzeitige Entwickelung der beiderlei Geschlechtsorgane in einer Zwitterblüte.

Homoheterostylie (Warming): Das Vorkommen gleichgriffeliger und ungleichgriffeliger Blüten bei derselben Pflanzenart.

Homologe Organe (Goebel) sind:
- a) an Gestalt und Funktion ähnliche Organe verschiedener Pflanzengruppen, welche
  - α) monophyletisch von einer und derselben Grundform abstammen, z. B. Microsporangium und Pollensack (phylogenetische Homologie), oder
  - β) polyphyletische Parallelbildungen sind in divergierenden Entwicklungsreihen, die vor der Entstehung des betreffenden Organs abgezweigt sind (Organisationshomologie) z. B. die Blätter der Lebermoose;
- b) an Gestalt und Funktion verschiedene Organe derselben Pflanze, die durch Entstehung und Stellung als zur gleichen Organkategorie gehörig bezeichnet werden, z. B. Laubblatt und Staubblatt.

Homostylie (Axell): Gleichbleibendes Längenverhältnis des Griffels zu den Staubblättern bei allen Blüten derselben Pflanzenart.

Hummelblumen (Müller): Entomogame Blüten, welche der Bestäubung durch Hummeln angepasst sind.

Humuszeiger (Schröter): Pflanze, welche nicht auf rein mineralischem Boden vorkommt, sondern Humus verlangt.

Hybride: Durch Befruchtung zwischen zwei verschiedenen Arten, Varietäten oder Rassen entstandene Pflanzenform.

Hybridogamie: Befruchtung zwischen verschiedenen Pflanzenarten.

Hydathoden (Haberlandt) sind Organe für aktive Wasserausscheidung (Schweissdrüsen).

Hydrochor (Ludwig) sind solche Verbreitungseinheiten, deren Transport durch die Strömungen des Wassers erfolgt.

Hydrogamae (Kirchner!) = Wasserblütler: Diejenigen Blütenpflanzen, bei denen die Übertragung von Pollen auf die Narbe durch Strömungen des Wassers vollzogen wird.

Hydrokarpie (Hansgirg): Ausreifen von Früchten im Wasser.

Hydrokleistogamie (Hansgirg): Kleistogamie infolge der Überflutung der Blüte mit Wasser.

Hydromegathermen (A. De Candolle): Pflanzen, welche zu ihrem normalen Gedeihen mindestens 20° C mittlere Jahrestemperatur und grosse Feuchtigkeit verlangen; ihre Heimat sind die tropischen feuchten Gegenden.

Hydromorphosen (Herbst): Struktureigentümlichkeiten, welche durch den Aufenthalt unter Wasser induziert werden, z. B. Verschwinden der Spaltöffnungen an submersen Blättern.

Hydrophilae siehe Hydrogamae.

Hydrophyten (Warming): Wasserpflanzen, an das Leben im Wasser angepasst, ohne völlig auftauchende Assimilationsorgane.

Hygrochasie (Ascherson): Eintritt von Bewegungen an Fruchtständen oder Früchten infolge von Durchfeuchtung, wodurch die Ausstreuung der Samen erleichtert wird.

Hygrophil (Thurmann) siehe Hygrophyt.

Hygrophyten (Schimper) = Feuchtigkeit liebende Pflanzen: Diejenigen Ge-

wächse, deren Existenzbedingungen die Gefahr des Austrocknens ausschliessen und mit derjenigen einer Stockung des die Nährsalze ihren Verbrauchsorten zuführenden Transpirationsstroms verknüpft sind.

Hymenopterenblumen (Müller): Entomogame Blüten, welche der Bestäubung durch Hymenopteren angepasst sind.

Hyponastie (Sachs): Gefördertes Längenwachstum der Unterseite eines Organes. siehe auch Epinastie.

Hypoplasie (Küster) = Hemmungsbildung: Eine Form oder Eigenschaft, die. normal nur vorübergehend im Entwicklungsgang des Organismus auftretend. als fixierte erscheint.

Hypotroph (Wiesner): Organe, welche auf der Unterseite stärker entwickelt sind als auf der Oberseite (die Seitenäste der Coniferen z. B. sind alle auf der Unterseite stärker verdickt); siehe auch Epitroph.

Indoloid (Kerner) sind Düfte, welche von Verbindungen wie Indol, Skatol u. ä. herrühren.

Insectivoren (Darwin) siehe fleischfressende Pflanzen.

Insektenblütler siehe Entomogamae.

Insektenfressende Pflanzen (Darwin) siehe fleischfressende Pflanzen.

Intrafloral: Innerhalb der Blüte befindlich.

Isomorphismus (Hansgirg): Gleichartigkeit der Organe zweier verschiedener Pflanzenarten (z. B. *Lamium album* und *Urtica dioica*).

Isotroph (Wiesner): Organe. welche in den radialen Richtungen überall gleichmässig entwickelt sind.

Jugend: Die Entwicklungsperiode von der Keimung bis zum Eintritt der Blühbarkeit.

Jugendblätter (Goebel) = Protophylle: Die an der Jugendform der Pflanze auftretenden Blätter.

Jugendform (Jugendstadium): Die Entwicklungsstadien der Pflanze von der Keimung bis zur Blühbarkeit; sie ist oft anderen äusseren Verhältnissen angepasst als die „Folgeform" und nicht immer eine ursprüngliche, phylogenetisch ältere.

Käferblumen (Müller): Entomogame Blüten, welche der Bestäubung durch Käfer angepasst sind.

Kalkzeiger: Eine Pflanze, welche kalkreichen Boden dem kalkarmen vorzieht.

Kapitalisten (Mac Leod): Insektenblütige Pflanzen, die in ihren vegetativen Organen so viele Reservestoffe ansammeln, dass sie mit diesen den zur Hervorbringung von augenfälligen Blütenhüllen, Nektar, duftenden Stoffen u. ä. nötigen Aufwand bestreiten, und sich deshalb regelmässiger Fremdbestäubung anpassen konnten.

Karpotropische Bewegungen (Hansgirg): Nutationsbewegungen an Blütenstielen oder Blütenstandstielen, durch die eine für die Aussäung der Samen günstige Stellung erreicht wird.

Keimverzug (Wiesner) ist die verspätete Keimung völlig keimungsfähiger Samen.

Kernpaarung: Die bei dem Befruchtungsakt der höheren Pflanzen eintretende Verschmelzung des männlichen und weiblichen Sexualkerns; ersterer wird bei den Blütenpflanzen von der keimenden Mikrospore, d. h. der Pollenzelle, geliefert; der Kern der Eizelle ist in der Makrospore — d. h. einer vergrösserten Zelle (Embryosack) im Innern der Samenanlage — enthalten.

Kieselzeiger: Eine Pflanze, welche kalkarmen Boden dem kalkreichen vorzieht.

Kleinkerfblumen (Müller): Entomogame Blüten, welche der Bestäubung durch kleine Insekten verschiedener Ordnung angepasst sind.

Kleistanther (Ascherson) sind solche kleistogame Blüten, deren Antheren sich nicht öffnen, sodass die im Innern der Antherenfächer entwickelten Pollenschläuche die Antherenwand durchwachsen müssen, um zur Narbe zu gelangen.

Kleistogam (Kuhn) sind geschlossen bleibende Blüten, in denen die Bestäubung zwangsweise durch enges Aneinanderliegen der beiderlei Geschlechtsorgane herbeigeführt wird.

Kleistopetalie (Ule): Dauerndes Geschlossenbleiben der Blütendecken, ohne dass damit Kleistogamie verbunden ist, im Gegensatz zu Chasmopetalie.

Klettfrüchte (Huth): Früchte, welche durch Ausbildung von Widerhaken oder Krallen an ihrer Aussenseite zum Anhaften an Federn oder am Pelz von Tieren eingerichtet sind.

Klinomorph (Wiesner): Asymmetrische Organe ohne bestimmte Stellung zum Horizont.

Klinotrop (Wiesner): Ein schiefstehendes Organ, welches keine vertikale Symetrieebene aufweist (z. B. die Blätter der *Begonien*).

Körnchenflieger (Dingler): Anemochore Samen oder Früchte von sehr geringer Grösse, deren Fähigkeit, vom Winde getragen zu werden, nicht in der Ausbildung besonderer Apparate zur Ausnützung des Luftwiderstandes, sondern nur in ihrem geringen Gewicht liegt.

Korrelation (Darwin). Gegenseitige Beeinflussung der Teile eines Pflanzenkörpers; Grösse und Ausbildung des einen ist vielfach durch einen andern bedingt.

Quantitative Korrelation (= Kompensation des Wachstums) besteht, wenn entweder die Entwicklung einer Organanlage durch ein anderes Organ ganz unterdrückt, oder doch die Grösse, welche sie erreichen kann, durch Korrelation beeinflusst wird.

Qualitative Korrelation ändert das beeinflusste Organ in seinen Eigenschaften um.

Kraftknospe (Warming): Eine durch Niederblätter (aber nicht eigentliche Knospenschuppen) geschützte, unterirdische oder unmittelbar an der Erdoberfläche gelegene Knospe krautiger Pflanzen, mit deren Sprengung im Frühling der neue Trieb beginnt.

Kreuzbestäubung s. Xenogamie.

Kriechstauden (Drude): Eine Gruppe perenner Stauden, die folgendermassen charakterisiert sind: Die ausdauernden, reich verzweigten und mit starkem Wanderungsvermögen durch Bewurzelung versehenen Grundachsen bilden niedergestreckte Gruppen von oberirdischen krautigen Trieben.

Kurztriebe = Stauchsprosse.

Lackierte Blätter (Volkens): Einseitig oder beidseitig mit einem glänzenden, in Alkohol löslichen Firnis überzogen, der die Transpiration herabsetzt (xerophytisches Schutzmittel). Er stammt entweder von inneren Hautdrüsen oder von einem subepidermalen, harzausscheidenden Gewebe oder von Drüsenhaaren, oder er wird dem Blatt von den Stipeln aus aufgelagert.

Langtriebe siehe Dehnsprosse.

Lebensform (Warming): Die aus der Anpassung einer Pflanze an die Umgebung resultierende Gesamterscheinung in Habitus, Einzelanpassungen und Lebenserscheinungen.

Lianen (Schenck): Alle Pflanzen, welche im Erdboden wurzeln und mit langgliedrigen Stengeln sich anderer Gewächse als Stützen bedienen, um ihr Laubwerk und ihre Blüten vom Boden zu erheben und in eine zum Licht günstige Lage zu bringen. Sie umfassen sowohl Holzpflanzen mit immergrünen Blättern, als auch laubabwerfende Klettersträucher, ferner Formen mit krautigen Stengeln, welche nur eine Vegetationsperiode aushalten oder mit unterirdischen Organen perennieren.

Lianoid (Johow) sind alle solchen phanerogamen Schmarotzerpflanzen, welche von autotrophen Schlingpflanzen abstammen (z. B. *Cuscuta*).

Lithophyten (Schimper): Die Bewohner der Fels- und Steinoberfläche.

Luftpflanzen siehe Epiphyten.

Magerkeitszeiger (Stebler und Schröter): Pflanzen, welche durch animalische Düngung vertrieben werden.

Malakogamae (Kirchner!) = Schneckenblütler: Diejenigen Blütenpflanzen, bei denen die Übertragung von Pollen auf die Narbe durch Schnecken vollzogen wird.

Malakophilae siehe Malakogamae.

Mannbarkeit: Diejenige Altersstufe,

während welcher das Blühen stattfindet.

Mechanomorphose 1. im weiteren ursprünglichen Sinn (Sachs): Ein durch äussere Faktoren ausgelöster Gestaltungsvorgang und dessen Endergebnis. 2. im engeren Sinn (Herbst): Eine durch Druck oder Zug ausgelöste gestaltliche Veränderung. z. B. die Bildung mechanischer Zellen bei künstlich belasteten Organen.

Mesophyten (Warming): Pflanzen von mittleren Ansprüchen an Feuchtigkeit, weder hygrophytisch noch xerophytisch angepasst.

Mesothermen (A. De Candolle) verlangen zu ihrem Gedeihen eine mittlere Jahrestemperatur von 15—20°, und wenigstens zeitweise reichliche Feuchtigkeit (z. B. mediterrane Vegetation).

Metabiosis (Ward): Diejenige Art des Zusammenhanges zweier Organismen, wo der eine für den andern die nötigen Bedingungen schafft; so z. B. die metabiontische Gärung bei der Sakebereitung, wo *Aspergillus Oryzae* die Stärke in Zucker umwandelt, der dann durch Hefe vergoren wird.

Metagynie (Loew!): Von den eingeschlechtigen Blüten einer Pflanzenart werden die männlichen früher geschlechtsreif als die weiblichen.

Metandrie (Loew!): Von den eingeschlechtigen Blüten einer Pflanzenart werden die weiblichen früher geschlechtsreif als die männlichen.

Metaphylle s. Folgeblätter.

Mikrothermen (A. De Candolle) brauchen 0—15° mittlere Jahrestemperatur, geringe Sonnenwärme, gleichmässig verteilte Niederschläge und eine Winterruhe.

Mixotroph (Pfeffer): Pflanzen, welchen ein unzureichender Chlorophyllgehalt nicht gestattet, ein genügendes Quantum organischer Substanz auf photosynthetischem Wege zu erwerben.

Monocotyle Rasenbildner (Drude): Pflanzen mit unmittelbar an der Erdoberfläche selbst ausdauernden, reich verzweigten und sprossenden Grundachsen ohne Hauptwurzel, deren Einzeltriebe von den absterbenden Blattscheiden umschlossen werden und aus diesen heraus sich verjüngen.

Monocyclisch (Warming) ist ein Spross, welcher in einem Jahr seine Blühbarkeit erreicht.

Morphogene Reize siehe formative Reize.

Mosaikbastard (Naudin) = Bizarrie: Ein Mischling, an dem gewisse Charaktere der Vater- und Mutterpflanze unvermittelt nebeneinander auftreten, im Gegensatz zu Mischlingen intermediären Charakters.

Mykocecidien (Thomas) = Pilzgallen: Abnorme Gewebewucherungen, die durch parasitische Pilze hervorgerufen werden.

Mykodomatien (Lundström) sind gallenähnliche Bildungen an den Wurzeln, welche von symbiontisch mit der Blütenpflanze lebenden Pilzen erzeugt werden (Wurzelknöllchen der *Leguminosen*, der Erlen, *Elaeagnaceen*, *Podocarpus*-Arten).

Mykorrhiza (Frank) = Pilzwurzel, heisst eine von einem Pilz bewohnte Wurzel, sofern der Pilz nicht als schädlicher Parasit auftritt, sondern als Symbiont.

Myrmekodom (Warburg) = ameisenbeherbergend: Pflanzen, welche Höhlungen besitzen, in denen regelmässig Ameisen als Symbionten wohnen.

Myrmekodomatien (Warburg) = Ameisenwohnungen, sind Höhlungen in der Pflanze, welche regelmässig von Ameisen als mutualistischen Symbionten bewohnt sind.

Myrmekophilie (Delpino) siehe Myrmekophyt.

Myrmekophyt (Warburg) = Ameisenpflanze: Eine Pflanze, bei welcher morphologische oder anatomische erbliche Eigenschaften vorhanden sind, als Abänderungen des normalen Typus, welche den Ameisen nützlich sind.

Myrmekotroph (Warburg): Pflanzen, welche Ameisen Nahrung darbieten in extranuptialen Nektarien oder Futterkörperchen.

Myrmekoxen (Warburg) sind Myrmekophyten, welche den symbiontischen

Ameisen sowohl Wohnung als Nahrung darbieten.

Nachtblumen (Sprengel) heissen solche Blüten, welche bei Tage geschlossen, welk oder unansehnlich sind, sich abends öffnen und dann durch Färbung oder starken Duft (oder beides) auffällig werden.

Napfflieger (Dingler): Anemochore Samen oder Früchte von runder, abgeflacht konkav-konvexer oder bikonvexer Gestalt, welche aus einer in der Mitte liegenden Last und einem sie umziehenden Flügel bestehen; sie fallen bei ruhiger Luft geradlinig senkrecht.

Nastien (de Vries): Krümmungen, welche an physiologisch dorsiventralen Organen durch allseitige Reize infolge einseitig geförderten Längenwachstumes eintreten.

Niederholz (Schimper): Sträucher und Zwergbäume.

Nitrophyten (Schimper) = nitrophile Pflanzen, Salpeterpflanzen, gedeihen dort am besten, wo der Boden viel Stickstoffverbindungen (Ammoniak- oder Salpeterverbindungen) enthält, also z. B. auf stark gedüngtem Boden (= Düngerzeiger).

Normaltiefe (Royer): Die Tiefe unter der Erdoberfläche, welche der Geoblast einer bestimmten Pflanzenart von selbst zu erreichen sucht, in der er sich hält und die er wieder aufsucht, wenn er in eine andere Tiefe gebracht wurde.

Nothogamie (Loew!) = heteromorphe Xenogamie: Mischlingsbefruchtung zwischen verschiedenen Pflanzenvarietäten, im Gegensatz zu Hybridogamie.

Nototrib (Delpino) ist die Pollenabladung, bei der der Blütenstaub vom Rücken des Bestäubers aufgenommen wird.

Nutricismus (v. Tubeuf): Dasjenige symbiontische Verhältnis eines Pilzes mit einer anderen Pflanze, in dem der Pilz der alleinige Ernährer ist, ohne eine Gegenleistung von dem anderen Symbionten zu empfangen (z. B. *Monotropa* und ihr Mykorrhizapilz).

Nyktigam siehe Nachtblüten.

Nyktitropische Bewegungen (Darwin) sind solche, welche als Schutzmittel gegen zu grossen Wärmeverlust bei nächtlicher Strahlung dienen.

O (Müller) als Blumenklasse bedeutet Vogelblumen.

Ökologisches Optimum (Schimper): Eine Pflanze befindet sich dann im ökologischen Optimum, wenn ihre Funktionen sich in einem den äusseren Bedingungen entsprechenden Gleichgewicht befinden. Das ökologische Optimum ist die Gesamtheit der „harmonischen Optima". Das „absolute Optimum" entspricht der höchsten Intensität einer Funktion, das „harmonische Optimum" der günstigsten Intensität.

Ombrophil (Wiesner) = regenliebend, ist ein Organ, das andauernde Regenwirkung ohne Schaden erträgt. Ombrophiles Laub ist benetzbar. Die meisten Hygrophyten sind ombrophil.

Ombrophob (Wiesner) = regenscheuend, ist ein Organ, welches durch lange dauernde Regenwirkung geschädigt wird. Ombrophobes Laub ist unbenetzbar. Die meisten Xerophyten sind ombrophob.

Ornithogamae (Kirchner!): Blütenpflanzen, deren Bestäubung durch Vögel vermittelt wird.

Ornithophilae (Delpino) siehe Ornithogamae.

Orthomorph (Wiesner): Ein radiäres Organ, welches zugleich orthotrop ist.

Orthotrop (Sachs): Ein Organ, dessen normale Richtung die vertikale ist, d. h. welches unter gewöhnlichen Lebensverhältnissen auf horizontaler Erdoberfläche bei allseitig gleicher Beleuchtung senkrecht aufwärts oder senkrecht abwärts wächst.

Panphotometrische Organe (Wiesner) suchen sich möglichst günstig zum diffusen Licht zu stellen, und gleichzeitig die Gefahren des direkten Sonnenlichts zu vermeiden; sie sind an starke Beleuchtung angepasst.

Paraffinoid (Kerner) sind solche Düfte, welche sich von Körpern der höheren Grenzkohlenwasserstoffe oder Paraffine herleiten.

Paraheliotrop (Darwin): Organe, welche eine zum einfallenden Licht-

strahl senkrechte Stellung einnehmen („Profilstellung“ der Blätter z. B.).

Paraheliotropische Bewegungen (Darwin) = Tagesschlaf, sind Bewegungen der Blätter zum Schutze des Chlorophylles gegen zu starke Beleuchtung.

Paranastie (de Vries): Gefördertes Längenwachstum einer Flanke eines Organes.

Parasit (Bischoff) = Schmarotzer: Auf Kosten lebender Organismen sich ernährend und dieselben schädigend.

Parthenogenesis (Owen): Entstehung eines Keimlinges aus der Eizelle des Embryosackes ohne Befruchtung.

Perenne Stauden (Drude) sind solche, welche auch im Winter mit grünen Organen frei an der Erdoberfläche stehen, oder, wenn die Blätter abfallen, mit ihrem auf der Erde liegenden Rhizom und den freien Triebknospen einigermassen den Bildungen an den Halbsträuchern niederer Art entsprechen, nur nicht mit verholzendem Grundstock.

Periodisch (Royer) sind solche Bewegungen vorzugsweise an Blüten, welche sich mehrmals, und zwar täglich einmal, wiederholen.

Photoblast (Kirchner!): Ein Spross, welcher über der Erde sich entwickelt und dem Leben an Licht und Luft angepasst ist (= photophiler Spross).

Photokleistogamie (Hansgirg): Kleistogamie infolge von Mangel an Licht.

Photometrisch (Wiesner) werden Organe genannt, welche in ihrer Stellung auf das Licht reagieren oder richtiger, deren Stellung eine Reaktion auf Lichteinfluss darstellt.

Photomorphose (Sachs): Ein Gestaltungsvorgang oder eine Organisation, welche durch das Licht als auslösenden Reiz veranlasst wird; z. B. die Dorsiventralität der Brutknospen von Marchantia und der Farnprothallien.

Photonastie (de Vries): Einseitig gefördertes Längenwachstum eines Organes infolge von allseitiger Einwirkung des Lichtes.

Phyllokarpisch (Hansgirg) sind karpotropische Bewegungen von Blütenstielen, durch welche die junge Frucht unter Blätter verborgen wird.

Physikalisch trocken ist ein Boden, der wenig Wasser enthält.

Physiologisch trocken (Schimper) ist ein Boden für diejenigen Pflanzen, welche ihm zu wenig Wasser zu entnehmen vermögen, obwohl er physikalisch nass sein kann (Torf, Salzboden, kalter Boden). Physiologisch trockener Boden nährt eine xerophyte Vegetation.

Plagiotrop (Sachs): Ein Organ, dessen normale Richtung einen Winkel mit der senkrechten macht, welches also eine schiefe oder horizontale Lage annimmt.

Plattendrehflieger (Dingler): Anemochore Samen oder Früchte von der Gestalt dünner, ebener Platten von länglichem Umriss mit medianem Schwerpunkt; die Fallbewegung in ruhiger Luft findet in Form einer aus kleinen sekundären Kurven zusammengesetzten spiraligen Raumkurve unter sehr beschleunigter, senkrechter Rotation um die horizontale Längsachse statt.

Pleiocyklisch (Warming) ist ein Spross, welcher mehr als zwei Jahre braucht, um blühbar zu werden (tricyklisch, tetracyklisch etc.).

Pleogamie (Loew): Auftreten eingeschlechtiger Blüten neben zwitterigen in wechselnder Verteilung auf den Individuen derselben Pflanzenart.

Pleurotrib (Delpino) ist die Pollenabladung, bei der der Blütenstaub von dem Körper des Bestäubers seitlich aufgenommen wird.

Pneumatophoren (Jost) = Atemwurzeln: Der Durchlüftung dienende, wenigstens zeitweise aus dem Wasser hervorragende Wurzeln von Wasser- und Sumpfpflanzen.

Po (Müller) als Blumenklasse bedeutet Pollenblumen, siehe diese.

Polare Ausbildung zeigt ein Pflanzenorgan, das einen Gegensatz zwischen Basis und Spitze aufweist.

Pollenblumen (Müller): Entomogame Blüten, welche den besuchenden Insekten nur Pollen, aber keinen Nektar als Nahrung darbieten.

Pollinarium (Link): Bei den Orchideen das in einer Antherenhälfte entstandene Pollinium mit seiner Caudicula und der Klebmasse.

Pollinium (Nuttall): Der zu einer zusammenhängenden Masse vereinigte Polleninhalt einer Antherenhälfte.

Polyembryonie (Strasburger): Vorhandensein von mehr als einem Keimling in einem Samen.

Polyöcie (Errera und Gevaert): Vorhandensein verschiedener, durch das Geschlecht sich von einander unterscheidender Individuen bei derselben Pflanzenart.

Porogamen (Treub): Blütenpflanzen (Siphonogamen), bei denen der Pollenschlauch durch die Mikropyle der Samenanlage zur Eizelle hinwächst.

Postfloration (Lindman): Das Verhalten der Blüte, insbesondere der Blütenhüllen, nach Abschluss des Blühens.

Primär-diklin (Delpino) sind zweihäusige Pflanzen, deren Zweihäusigkeit nicht aus ursprünglicher Zwitterblütigkeit abgeleitet werden kann.

Primordialblätter (Primärblätter): Die unmittelbar nach den Cotyledonen folgenden Blätter.

Proletarier (Mac Leod): Insektenblütige Pflanzen, welche blühen, ohne erhebliche Mengen von Reservestoffen angesammelt zu haben, deshalb auf augenfällige nektarreiche Blüten und somit auf gesicherten Insektenbesuch verzichten müssen und regelmässig eintretende Selbstbestäubung zeigen.

Protandrie (Hildebrand): In einer Zwitterblüte werden die männlichen Organe früher geschlechtsreif als die weiblichen. Ausgeprägt protandrisch werden solche Blüten genannt, bei denen die weiblichen Organe sich erst nach dem Abblühen der männlichen entwickeln, schwach protandrisch solche, in denen die weiblichen Organe geschlechtsreif werden, wenn auch die männlichen noch funktionsfähig sind.

Protandrisch-homogam (Lindman): Blüten, welche nur am Beginn des Blühens protandrisch, sonst aber während des grössten Teiles der Blütezeit homogam sind.

Protogynie (Hildebrand): In einer Zwitterblüte werden die weiblichen Organe früher geschlechtsreif als die männlichen. Ausgeprägt protogynisch werden solche Blüten genannt, in denen die männlichen Organe sich erst nach dem Abblüten der weiblichen zur Geschlechtsreife entwickeln, schwach protogynisch solche, deren männliche Organe geschlechtsreif werden, wenn die weiblichen noch funktionsfähig sind.

Protogynisch-homogam (Lindman): Blüten, welche nur am Beginn des Blühens protogynisch, sonst aber während des grössten Teiles der Blütezeit homogam sind.

Protomorphische Blätter (Masters) siehe Primordialblätter.

Protophylle siehe Jugendblätter.

Psammophyten (Warming) = Sandpflanzen: Pflanzliche Bewohner des Sandes, Anpassungen an dieses Substrat zeigend.

Pseudoëphemer (Hansgirg) sind solche ephemere Blüten, welche erst später als nach Verlauf eines Tages, nachdem sie sich geöffnet haben, sich wieder schliessen.

Pseudokleistogam (Hansgirg): Geschlossen bleibende Blüten, deren Organe keine wesentliche Verkleinerung oder Verkümmerung aufweisen.

Psychrokleistogamie (Hansgirg): Kleistogamie infolge von Mangel an Wärme.

Radiär (Sachs) = strahlig gebaut: Ein Organ oder Spross, dessen Teile eine gleichmässige Anordnung rings um eine Achse aufweisen.

Rankenpflanzen sind Kletterpflanzen mit reizbaren Kletterorganen, die bei Berührung mit einer Stütze an dieser durch Einkrümmung sich befestigen.

Rauhblätter (Hansgirg): Mit steifen und derben, oft rückwärts gerichteten Haaren besetzte Blätter zoophober Pflanzen.

Rectipetiver Reiz (Küster) siehe formativer Reiz.

Redivive Stauden (Drude) sind solche, welche ein hauptsächlich unterirdisches Leben mit oder ohne Grundachsen-

verzweigungen oder mit Umformungen zu Knollen, Zwiebeln führen; das Wesentliche liegt in der Ausbildung der „Kraftknospen“ und Entfaltung derselben in bestimmter Phase einer neuen Vegetationsperiode.

Regenblätter (Hansgirg) sind solche Blätter mesophytischer Pflanzen, welche mit besonderen Einrichtungen zur Förderung der Transpiration und zur Trockenlegung der beregneten Blattspreite versehen sind.

Regeneration (Goebel) ist die Neubildung von Organen an abgetrennten Pflanzenteilen oder verletzten Pflanzen.

Röhrenblätter (Kerner): Blätter, welche nur, wo sie den Stengel umfassen, scheidenförmig gestaltet, sonst hohl, in lange Hohlzylinder ausgezogen und an der Spitze durch einen Hohlkegel abgeschlossen sind. Sie stehen meist aufrecht und sind durch die Röhrenform gegen das Knicken geschützt.

Rollblätter (Kerner): Schmale, an den Rändern eingerollte Blätter, an denen die Spaltöffnungen vor Nässe geschützt werden und der Weg für das bei der Transpiration ausgeschiedene Wasser freigehalten ist.

Rosettenstauden (Drude) sind solche perenne Stauden, welche eine gestauchte Hauptachse mit alljährlich an ihrem Kopfe neu entspringenden Trieben aufweisen. Es bilden sich Blattrosetten aus, welche ohne weiteren Knospenschutz frei überwintern und die durch einen Winter getrennten Vegetationsreihen ohne äusserliche Phasen (Knospensprengen) aneinanderschliessen.

Rückkreuzung: Die Belegung der Narbe einer Bastardpflanze mit Pollen der väterlichen oder mütterlichen Stammform.

Ruderalpflanzen (Bischoff): Pflanzen, welche zu ihrer Ernährung grösserer Mengen von Ammoniak oder Nitraten bedürfen und sich deshalb auf Schutt- und Abfallplätzen, in Ortschaften und dergl. ansiedeln.

Runzelblätter (Hansgirg): Xerophile Blätter, welche zum Schutz gegen zu starke Transpiration mit starken Runzeln und grubigen Vertiefungen versehen sind.

Rutengewächse (Kerner) sind solche Xerophyten, bei welchen die Transpiration durch Reduktion des Laubes eingeschränkt und die Assimilation durch die grünen Stengel besorgt wird.

Saftdecken (Sprengel): Einrichtungen an entomogamen Blüten, durch welche der in ihnen enthaltene Nektar gegen Regen und unerwünschte Besucher geschützt wird, ohne dass die normalen Besucher am Zutritt zum Nektar gehindert werden.

Safthalter (Sprengel): Dasjenige Organ einer entomogamen Blüte, welches den von den Nektarien abgeschiedenen Nektar aufnimmt und beherbergt.

Saftmale (Sprengel): Die an entomogamen Blüten vorhandenen Einrichtungen (Zeichnungen u. a.), welche die besuchenden Insekten auf den Weg zu dem in der Blüte vorhandenen Nektar weisen.

Sägeblätter (Hansgirg): Verkieselte, rauhe und harte, oft schneidende Blätter zoophober Pflanzen.

Salzpflanzen siehe Halophyten.

Sammetblätter (Stahl) zeigen einen durch papillär vorgewölbte Oberhautzellen erzeugten Sammetflaum, sind sehr leicht benetzbar und lassen das rasch sich ausbreitende Wasser rasch verdunsten. Sammetblätter mit Träufelspitze stellen eine hochentwickelte Vorrichtung zur raschen Trockenlegung der Blattspreite dar. Gleichzeitig dienen die Papillen als lichtfangende Apparate.

Sandpflanzen siehe Psammophyten.

Saprophyten (De Bary) = Fäulnisbewohner: Auf Kosten toter, sich zersetzender, organischer Substanzen sich ernährende Pflanzen.

Schattenblatt siehe heliophob.

Schauapparate (Johow): Diejenigen Organe einer Blüte oder ihrer Umgebung, welche durch Form und Färbung geeignet sind, die Blüten augenfällig zu machen.

Schaufläche (Kirchner!): Die in eine zur Blütenachse senkrechte Ebene pro-

jizierte, in der Regel vorzugsweise von Blütenhüllen gebildete Oberfläche einer geöffneten Blume.

Scheibendrehflieger (Dingler): Anemochore Samen oder Früchte von flacher kreisrunder Gestalt mit in der Mitte liegendem Schwerpunkt; sie fallen bei ruhiger Luft unter Drehungen in einer von der senkrechten stark abweichenden Linie.

Schienensammler (Müller): Langrüsselige Bienen mit einer an den Hinterschienen befindlichen Sammeleinrichtung für Pollen.

Schirmflieger (Dingler): Anemochore Samen oder Früchte, welche aus einer verlängerten Last und einem darauf befestigten fallschirmartigen Körper von der Gestalt eines umgekehrten Kegelmantels bestehen.

Schlafbewegungen siehe nyktitropische Bewegungen.

Schleuderfrüchte (Hildebrand): Früchte, welche bei der Reife elastisch aufspringen und dabei die in ihnen enthaltenen Samen auf einige Entfernung fortschleudern.

Schlupfwespenblumen (Müller): Entomogame Blüten, welche der Bestäubung durch Schlupfwespen angepasst sind.

Schmarotzer siehe Parasit.

Schneckenblütler siehe Malakogamae.

Schösslingssträucher (Drude) sind solche Sträucher, welche in rascher Folge aus einem kräftigen Wurzelstock immer wieder neue, zwei- bis vieljährige verholzende Schösslinge treiben.

Schraubenblätter (Kerner): Lange schmale aufgerichtete Blätter, welche als Versteifung und zum Schutz gegen Knickung eine schraubenartige Drehung zeigen; z. B. *Typha latifolia*, viele Graskeimlinge.

Schraubendrehflieger (Dingler): Anemochore Samen oder Früchte von der Form dünner ebener Platten von länglichem Umriss mit in der Richtung der Längsachse stark verschobenem Schwerpunkt; die Fallbewegung findet unter beschleunigten Drehungen senkrecht um die Längsachse und horizontal um eine senkrechte Schwerpunktachse statt und ist bei ruhiger Luft eine gradlinige, senkrechte.

Schraubenflieger (Dingler): Anemochore Samen oder Früchte von der Form dünner ebener Platten von länglichem Umriss, deren Schwerpunkt sowohl in der Längs-, wie in der Querrichtung bedeutend verschoben ist; die Fallbewegung findet unter sehr beschleunigter horizontaler Drehung in gradliniger senkrechter oder in spiraliger Richtung statt.

Schüttelfrüchtler (Huth): Pflanzen mit kapselartigen Früchten, aus denen die Samen herausgeworfen werden, wenn der Wind die Früchte hin und her schüttelt und neigt.

Schüttelkletten (Huth): Klettfrüchte, welche beim Anhaften an Tieren nicht an diesen, sondern an der Mutterpflanze haften bleiben und beim Zurückschnellen die Samen oder Früchte ausschleudern.

Schuttpflanzen siehe Ruderalpflanzen.

Schutzspross: Ein Spross, welcher Einrichtungen zum Schutz der Pflanze ausgebildet hat, z. B. Dornen, myrmekophile Sprosse.

Schwebfliegenblumen (Müller): Entomogame Blüten, welche der Bestäubung durch Schwebfliegen angepasst sind.

Schwimmblätter (Bischoff) werden diejenigen Blätter der Wasserpflanzen genannt, welche mit ihrer Spreite auf dem Wasserspiegel aufliegen, so dass die Unterseite mit Wasser, die Oberseite mit Luft in Kontakt ist.

Schwimmfrüchte und Schwimmsamen (Schenck) haben Einrichtungen, wodurch sie befähigt sind, eine Zeit lang an der Oberfläche des Wassers zu schwimmen.

Segelflieger (Dingler): Anemochore Samen oder Früchte, welche sehr dünne Platten von länglichem Umriss mit längs medianem, in der Richtung der Querachse stark verschobenem Schwerpunkte darstellen; beim Fall in ruhiger Luft stellen sie sich mit der Längsachse horizontal, mit der Querachse in einem spitzen Winkel zum Horizont und beschreiben eine

nach unten sich verengende spiralige Raumkurve.

Selbstbestäubung siehe Autogamie.

Selbstfertilität siehe Autokarpie.

Selbststerilität (Darwin): Unvermögen der Ausbildung von Frucht und Same infolge von Autogamie.

Sklerokaulen (Schimper) sind Pflanzen mit derb gebauten, ledrigen, mit dicker Cuticula versehenen Sprossen (meist Flachsprossgewächse).

Sklerophyllen (Schimper) sind Pflanzen, deren Blätter steif, ledrig, mit dicker Cuticula versehen sind.

Sonnenblatt siehe heliophil.

Spalierwuchs (Warming): Wuchs derjenigen Holzpflanzen, deren Stämme flach auf dem Boden liegen und deren Zweige sich horizontal ausbreiten.

Speicherspross: Ein Spross, welcher Reservenahrung aufspeichert.

Sporophytische Generation = Sporophyt: Die durch den Befruchtungsakt entstandene, auf vegetativem Wege sich weiter teilende, ungeschlechtliche Generation der höheren Pflanzen.

Spreizklimmer (Schenck) sind Kletterpflanzen, die durch abspreizende Seitenzweige mit oder ohne Stacheln oder Dornen ihre langgestreckten schlaffen Stengel im Geäst der Stützpflanzen befestigen.

Sprossverkettung (Sprossfolge): Darunter versteht man die Art und Weise, wie die notwendigen Sprosse von der Keimachse bis zur Blütenachse auseinander hervorgehen; man unterscheidet

einachsige Pflanzen, wenn die erste Achse, die Keimachse, mit Blüten abschliesst,

zweiachsige, bei denen die Blütenblätter erst an der zweiten Achsengeneration auftreten, die erste nur Nieder- und Laubblätter trägt.

drei-, vier- etc. achsige ebenso,

mischachsig: sind Pflanzen mit eingeschlechtigen Blüten, bei denen die weiblichen an einer anderen Achsengeneration auftreten als die männlichen.

Staminodium (Richard): Ein rückgebildetes Staubblatt, das keinen Pollen hervorbringt.

Stammsucculenten siehe Chylokaulen.

Stärkebäume (Russow) sind solche Bäume, bei denen am Beginn des Winters nur sehr wenig Fett auf Kosten der Stärke erzeugt wird, sodass letztere im Holz unverändert bleibt.

Stauchsprosse (Koehne) haben verkürzte Glieder und darum eng zusammengedrängte Blätter, oft auch begrenztes Wachstum. Synonyme sind: Stauchlinge (Wigand), Kleinzweige oder Brachyblasten (Hartig).

Stauden (Bischoff): Dauerpflanzen, deren oberirdische Langtriebe höchstens eine Vegetationsperiode dauern.

Stehwasserblätter (Hansgirg): Blätter von Wasserpflanzen, die in haardünne, zahlreiche Zipfel zerspalten oder gitterförmig durchlöchert sind.

Sternotrib (Delpino) ist die Pollenabladung, bei der der Blütenstaub von der Körperunterseite des Bestäubers aufgenommen wird.

Strömungsblätter (Hansgirg): Blätter von monocotylen Wasserpflanzen, die untergetaucht, flach, ungeteilt und langgezogen sind.

Subdiöcisch (Darwin) sind Pflanzen, die teils in männlichen, teils in weiblichen Exemplaren auftreten, in beiden Fällen jedoch mit Blüten, deren Sexualorgane verschiedene Stufen der Verkümmerung darbieten.

Submers (Bischoff) = untergetaucht, heissen diejenigen Organe, welche unter dem Wasserspiegel vegetieren.

Symbiose (De Bary): Ernährungsgenossenschaft zweier verschiedenartigen Organismen, wobei jedem der beiden eine bestimmte Rolle in der Ernährung der Genossenschaft zufällt. Ein einzelner der auf diese Art zusammenlebenden Organismen wird Symbiont genannt.

Symbiotroph (Kirchner!): Unter Mitwirkung eines Symbionten, d. h. eines anderen Organismus sich ernährend, welcher in einem auf Gegenseitigkeit beruhenden Verhältnis mit der symbiotrophen Pflanze steht.

Synchronogamie (Kirchner!): Gleichzeitige Geschlechtsreife der männlichen und weiblichen Blüten bei Pflanzen mit diklinen Blüten.

Synöcie: Das Auftreten von Blüten verschiedenen Geschlechts innerhalb desselben Blütenstandes.

Synzoisch (Sernander): Verbreitungseinheiten, welche durch Tiere absichtlich von der Mutterpflanze entfernt und forttransportiert werden.

Tagesschlaf siehe paraheliotropische Bewegungen.

Taublätter (Hansgirg): Blätter von xerophilem Bau, welche mit Einrichtungen zur Ansammlung und Aufnahme atmosphärischen Wassers versehen sind.

Tauchpflanzen (Drude) = submerse Wasserpflanzen, sind untergetaucht lebende Wassergewächse.

Täuschblumen (Müller): Entomogame Blüten, welche keinen Nektar enthalten, aber gewisse Insekten durch Ausbildung von tropfenähnlichen Scheinnektarien zum Besuch anlocken.

Terpenoid (Kerner) sind Düfte, welchen Verbindungen zu Grunde liegen, die sich von den Terpenen ableiten.

Thigmomorphose (Herbst): Ein durch die Reizwirkung der Berührung ausgelöster Gestaltungsvorgang, z. B. die Bildung von Haftscheiben an den Ranken von *Ampelopsis*.

Tierblütler siehe Zoidiogamae.

Tierfrüchtler siehe zoochor.

Tinkturen (Kölreuter): Durch Doppelbestäubung erzielte Wirkungen von zweierlei Pollenarten, die sich an demselben Sämling geltend machen.

Trampelkletten (Ascherson): Klettfrüchte, deren hakige Anhängsel sich an den Füssen von Tieren festhaken, von denen sie allmählich durch Trampeln zertreten werden.

Träufelspitze (Stahl) ist eine lang ausgezogene Blattspitze, die zur raschen Entwässerung des Blattes dient. Sie wird als Mittel zur Erhaltung des Transpirationsstroms aufgefasst; kommt vorwiegend bei Hygrophyten vor.

Treibfrüchte und Treibsamen werden eine Zeit lang von den Strömungen des Wassers umhergetrieben.

Triebpflanze (Krause): Dauerpflanze, bei welcher die oberirdischen Langtriebe fehlen oder nur von kurzer Dauer sind.

Trimonöcie (Errera und Gevaert): Vorkommen von zwitterigen, männlichen und weiblichen Blüten auf demselben Pflanzenindividuum.

Trimorphismus (Darwin): Vorhandensein dreier verschiedener heterostyler Blütenformen bei derselben Pflanzenart.

Triöcie (Darwin): Vorkommen von männlichen, weiblichen und zwitterigen Blüten auf dreierlei verschiedenen Individuen derselben Pflanzenart.

Triöcisch-androgyn (Loew) sind Pflanzen mit eingeschlechtigen Blüten, die auf dreierlei Stöcke verteilt sind, so dass männliche, weibliche und monöcische Exemplare vorkommen.

Tropophil siehe Tropophyten.

Tropophyten (Schimper): Pflanzen, welche während eines Teiles des Jahres xerophytisch, während eines andern mesophytisch oder hygrophytisch angepasst sind. Unsere sommergrünen Laubhölzer zeigen in der Vegetationsperiode mesophytische, in der Ruheperiode (Winter) xerophytische Anpassung. Tropophyt = tropophile Pflanze.

Turionen (Linné) = Winterknospen, nennt man die bei ausdauernden Pflanzen zum Zweck der Überwinterung gebildeten Sprossenden mit Blattconvoluten, die auch zur Vermehrung der Pflanze beitragen können.

Überpflanzen siehe Epiphyten.

Überschwemmungsblätter (Hansgirg): Kurzgestielte oder sitzende, schmale oder rundliche Luftblätter, die sich nach ihrer Struktur leicht einer submersen Lebensweise anpassen können.

Uhrfederranker (Schenck) sind Achsenranker mit dünnen, schon frühzeitig uhrfederartig eingerollten, elastischen, nackten Ranken, in denen sich die Stützen fangen, um infolge des Kontaktreizes fest umgriffen zu werden.

Unvollständig diöcisch sind Pflanzen mit eingeschlechtigen, daneben auch zwitterigen Blüten auf zweierlei Stöcken, die entweder vorwiegend männlich oder vorwiegend weiblich sind.

Verbreitungsagens (Hildebrand): Dasjenige, was den Transport der Verbreitungseinheiten vollzieht.

Verbreitungsausrüstungen: Einrichtungen an Samen und Früchten, welche zum passiven Transport derselben dienen.

Verbreitungseinheit (Vogler emend.): Jedes von der Mutterpflanze abgetrennte, der Vermehrung dienende Organ, welches dem passiven Transport zum Zweck der Verbreitung unterliegt; es kann ein Same, eine Frucht oder eine Teilfrucht, oder auch ein vegetativer Vermehrungsspross sein. Vogler versteht unter Verbreitungseinheiten nur Samen enthaltende Organe.

Verbreitungsmittel (Hildebrand): Einrichtung zum passiven Transport von Samen und Früchten.

Vermehrungssprosse (Koehne): Werden unter schliesslicher Abtrennung von der Mutterpflanze und Nebenwurzelbildung zu neuen Pflanzen, vermehren also die durch Samenbildung erzielte Nachkommenschaft.

Verschleppungskletten (Huth): Klettfrüchte, welche an der Wolle oder den Federn von Tieren haften bleiben und von letzteren verschleppt werden.

Vexillarbildungen (Delpino): Blütenteile, die behufs Anlockung der Bestäuber fahnenartig umgestaltet sind.

Vitalität ist die Eigenschaft von Samen und anderen Keimen, ihre Lebensfähigkeit über eine kürzere oder längere Zeit im ruhenden (latenten) Zustand zu erhalten.

Viviparie (J. G. Agardh): Das Auftreten junger Pflänzchen in Verbindung mit der Mutterpflanze. Man unterscheidet:

Echte Viviparie, normales Auskeimen des Embryo, solange der Same noch an der Mutterpflanze hängt, z. B. Mangrove.

Unechte Viviparie, Ersatz einer Blüte oder eines Blütenstandes durch ein vegetatives Vermehrungsorgan, z. B. *Poa alpina* var. *vivipara*, *Polygonum viviparum*.

Vogelblütler siehe Ornithogamae.

Wachsblätter (Hansgirg): Unbenetzbare, mit einem Wachsüberzug bedeckte Blätter ombrophober Pflanzen.

Walzendrehflieger (Dingler): Anemochore Samen oder Früchte mit 3 bis mehreren Flügeln, im Querschnitt von regelmässig 3- bis mehrstrahliger sternförmiger Gestalt; die Fallbewegung in ruhiger Luft findet in einer spiralig verlaufenden Raumkurve unter beschleunigter senkrechter Rotation um eine horizontale Axe statt.

Wanderknospen (Ludwig): Sich ablösende Knospen von Wasserpflanzen, welche durch die Strömungen des Wassers verbreitet werden.

Wasserblütler siehe Hydrogamae.

Wasserfrüchtler siehe hydrochor.

Wespenblumen (Müller): Entomogame Blüten, welche der Bestäubung durch Wespen angepasst sind.

Windblätter (Hansgirg): Blätter, welche mit besonderen Einrichtungen zum Schutz gegen die schädlichen Wirkungen des Windes versehen sind.

Windblütler siehe Anemogamae.

Windepflanzen sind Kletterpflanzen, deren negativ geotropische Stengel durch rotierende Nutation schraubenförmig um aufrechte Stützen emporwachsen. Reizbarkeit durch Kontakt fehlt.

Windfrüchtler siehe anemochor.

Windroller (Huth): Anemochore Früchte und Fruchtstände von kugeliger Gestalt und geringem Gewicht, welche durch den Wind auf dem Boden fortgerollt werden.

Wintersteher (Sernander): Pflanzen, welche ihre Samen den Winter über bis zum Frühling halten und sie hauptsächlich während des Winters ausstreuen.

Wipfelbäume (Drude): Bäume mit zahlreichen, an den Zweigen gleichmässig verteilten End- und Seitenknospen, welche bei der Erneuerung der Blätter tätig sind.

Wirtshold (Johow): Ein Schmarotzer, der vorzugsweise auf einer bestimmten Pflanzengruppe vorkommt.

Wirtsstet (Johow): Ein Schmarotzer der nur auf einem Wirte vorkommt.

Wirtsvag (Johow): Ein Schmarotzer, der auf verschiedenen Wirten vorkommt.

Wurzelkletterer (Darwin): Kletterpflanzen, die sich mit Haftwurzeln an der Stütze befestigen.

Wurzelsprosser (Drude) sind solche redivive Stauden, bei denen an Stelle des Wurzelstocks eine reich verzweigte, wandernde Wurzel die Entwicklung neuer Triebe aus „Wurzelknospen" übernimmt; z. B. *Pirola uniflora*.

Xenien (Focke): Veränderungen der Gestalt oder Färbung, welche an irgend einem Teil einer Pflanze (vorzüglich an Früchten und Samen) infolge der Einwirkung fremden Pollens auf die Blüte hervorgebracht werden.

Xenogamie (Kerner) = Kreuzbestäubung: Belegung einer Narbe mit Pollen, welcher aus einer Blüte eines andern Individuums derselben Pflanzenart herstammt.

Xenokarpie (Errera und Gevaert): Ausbildung von Frucht und Same infolge von Xenogamie.

Xenomorphose siehe Aitimorphose.

Xerochasie (Ascherson): Eintritt von Bewegungen an Fruchtständen oder Früchten infolge von Austrocknung, wodurch die Ausstreuung der Samen erleichtert wird.

Xeromorphosen (Herbst): Durch die Reizwirkung gesteigerter Transpiration hervorgerufene gestaltliche Veränderungen, z. B. Verdickung der Cuticula bei trocken kultivierten Pflanzen.

Xerophil (Thurmann) siehe Xerophyt.

Xerophyten (Schimper) = Trockenheitszeiger: Pflanzen, welche an einen „physiologisch trockenen" Boden angepasst sind (der Boden ist „physiologisch trocken" durch: Wassermangel, Kälte, Salzreichtum, Humusreichtum). Xerophyt = xerophile Pflanze.

Xerokleistogamie (Hansgirg): Geschlossenbleiben von Blüten infolge von zu geringer Wasserzufuhr.

Zeitstauden (Krause) = Etesiae ♃: Solche ausdauernde Pflanzen, bei denen die oberirdischen Teile im Laufe eines bestimmten Jahresabschnittes ihre ganze Entwicklung vollenden, so dass zeitweise oberirdische Teile überhaupt nicht vorhanden sind.

Zoidiogamae (Kirchner!) = Tierblütler: Diejenigen Blütenpflanzen, bei denen die Übertragung von Pollen auf die Narbe durch Tiere vollzogen wird.

Zoidiophilae siehe Zoidiogamae.

Zoochor (Ludwig) sind solche Verbreitungseinrichtungen, bei denen der Transport durch Tiere übernommen wird.

Zoophob (Lundström): Anpassungen, welche als Schutz gegen Tierfrass dienen, und Pflanzen, welche solche Schutzmittel besitzen.

Zugwurzeln (de Vries) sind solche, welche durch ihre Kontraktion die Pflanze tiefer herabziehen (Keimpflanzen zum Schutz, erwachsende Grundachsen zur Erlangung der Normaltiefe).

Zwangsbestäubung siehe Kleistogamie und Pseudokleistogamie.

Zweiachsig siehe Sprossverkettung.

Zweigklimmer (Schenck) sind Kletterpflanzen, bei denen die Anfangsglieder der Achse reizbare, normal beblätterte Seitenzweige tragen, während die Endglieder blattlose, vielgliedrige Zweigranken tragen.

Zwergsträucher (Warming) = Fruticuli: Niedrige Pflanzen (in der Regel $^1/_6$—$^1/_3$ m hoch) mit ausdauernder primärer Wurzel und ganz verholzenden und fortdauernden Sprossen (*Calluna*, *Empetrum*).

Drude fasst den Begriff etwas anders, indem er hervorhebt, dass der einzelne Trieb nach mehrmaligem Blühen abdorrt und jungen Wurzelreisern die Erneuerung überlässt; nach ihm findet ein solches Absterben gerade auch bei *Calluna* statt.

Embryophyta siphonogama.
Blütenpflanzen.

---

1. Unterabteilung. **Gymnospermae.**

---

1. Klasse. **Coniferae.**

Wichtigste spezielle Literatur:

1. Baur, F. Die Fichte in Bezug auf Ertrag, Zuwachs und Form. Stuttgart 1876.
2. Beissner, L. Handbuch der Nadelholzkunde. Berlin 1891.
3. Berthier, Ch. Étude physiologique de l'If (Taxus baccata L.) et de la Taxine de Merck. Thèse. Genève 1896.
4. Bertog, H. Untersuchungen über den Wuchs und das Holz der Weisstanne und Fichte. Forstl.-naturwiss. Zeitschr., Bd. 4. 1895. S. 97—112, 177—216.
5. Böhmerle, K. Formzahlen und Massentafeln für die Schwarzföhre. Mitteil. aus dem forstl. Versuchswesen Österreichs. Wien 1893.
6. Burgerstein, A. Über das Verhalten der Gymnospermen-Keimlinge im Licht und im Dunklen. Berichte der Deutschen Bot. Ges., Bd. 18. 1900. S. 168—184.
7. Burtt, A. H. Über den Habitus der Coniferen. Dissert. Tübingen 1899.
8. Büsgen, M. Einiges über Gestalt und Wachstumsweise der Baumwurzeln. Allg. Forst- und Jagdzeitung. 1901. S. 273 u. 305.
9. Busse, W. Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Jahresperiode der Weisstanne (Abies alba Mill.). Flora, Bd. 77. 1893. S 113—175.
10. Cieslar, A. Das Rotholz der Fichte. Centralbl. f. d. ges. Forstwesen. Bd. 22. 1896. S. 149—165.
11. Coaz. Baumalbum der Schweiz. Bern 1896.
12. Conwentz, H. Die Eibe in Westpreussen, ein aussterbender Waldbaum. Abhandlungen zur Landeskunde der Prov. Westpreussen. Heft III. Danzig 1892.
13. Daguillon, A. Sur le polymorphisme foliaire des Abiétinées. Comptes rendus. Paris. Tome 108. 1889. S. 108—110.
14. — — Sur les feuilles primordiales des Cupressinées. Daselbst, Tome 128. 1894 S. 256—259.
15. — — Observations sur la structure des feuilles de quelques Conifères. Bull. soc. bot. de France. Vol. 35. 1888. S. 57—61.
16. — — Recherches morphologiques sur les feuilles des Conifères. Thèse. Paris 1890.
17. Dodel-Port, A. Anatomisch-physiologischer Atlas der Botanik. Esslingen 1878 bis 1883. Text zu Taf. 24—27.
18. Ebermayer. Untersuchungen und Studien über die Ansprüche der Waldbäume an die Nährstoffe des Bodens. Forstlich-naturwiss. Zeitschr., Bd. 2. 1893. S. 220—244.

19. Engler, Arnold. Untersuchungen über das Wurzelwachstum der Holzarten. Mitt. d. Schweizerischen Centralanstalt für das forstliche Versuchswesen. Bd. 7. 1903. S. 247—312.

20. Fliche, B. et Grandeau, L. De l'influence de la composition du sol sur la végétation du Pinus Pinaster. Annales de Chim. et Phys. Sér. IV. t. 29. 1873. S. 383.

21. Fujii, K. Über den Bestäubungstropfen der Gymnospermen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 21, 1903. S. 211—217.

22. Gadeau de Kerville, H. Les vieux arbres de la Normandie. Fasc. I—IV. Paris 1894—1899.

23. Goebel, K. Über die Pollenentleerung bei einigen Gymnospermen. Flora, Bd. 91. 1902. S. 237—255.

24. Hartig, R. Das spezifische Frisch- und Trockengewicht, der Wassergehalt und das Schwinden des Kieferholzes. Ztschr. f. Forst- und Jagdwesen. Bd. 6. 1874. S. 194—218.

25. — — Das Holz unserer deutschen Nadelwaldbäume. Berlin 1885.

26. — — Über den Entwicklungsgang der Fichte im geschlossenen Bestande nach Höhe, Form und Inhalt. Forstlich-naturwiss. Zeitschr., Bd. 1. 1892. S. 169—185.

27. — — Der Wachstumsgang der Fichte im Bayerischen Walde. Das. Bd. 2. 1893. S. 49—57.

28. — — Das Rotholz der Fichte. Das. Bd. 5. 1896. S. 96—109. 157—169.

29. — — Holzuntersuchungen. Altes und Neues. Berlin 1901.

29a. Hartig, Th., Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Kulturpflanzen Deutschlands. Berlin 1851.

30. Hempel, G. und Wilhelm, K. Die Bäume und Sträucher des Waldes. Abt. I, Die Nadelhölzer. Wien 1893.

31. Hildebrand, F. Der Bau der Coniferenspaltöffnungen und einige Bemerkungen über die Verteilung derselben. Bot. Zeitg. 1860. S 149—152.

32. Hoehnel, F. von. Über die Transpirationsgrössen der forstlichen Holzgewächse mit Beziehung auf die forstlich-meteorologischen Verhältnisse. Mitteil. aus dem forstl. Versuchswesen Österreichs. Bd. II, 1. 1879.

33. — — Weitere Untersuchungen über die Transpirationsgrösse der forstlichen Holzgewächse. Das. Bd. II, 3. 1880.

34. Honda, S. Einfluss der Höhenlage der Gebirge auf die Veränderung des Zuwachses der Waldbäume. Allg. Forst- und Jagdzeitung. 1892. S. 361.

35. Jaennicke, F. Die Eibe (Taxus baccata L.) 33.—36. Ber. üb. d. Tätigkeit des Offenbacher Ver. f. Naturk. 1895. S. 1 24. — 37.— 42. Ber. 1901. S. 31—86.

36. Kienitz, M. Vergleichende Keimversuche mit Waldbaum-Samen aus klimatisch verschieden gelegenen Orten Mitteleuropas. Bot. Unters. herausgeg. von N. J. C. Müller. Bd. II, 1. 1879. S. 1—54.

37. — — Über Formen und Abarten heimischer Waldbäume. Berlin 1879.

38. Korschelt, P. Über die Eibe und deutsche Eibenstandorte. Tharander forstl. Jahrb. 1897. S. 107—172.

39. Krasan, F. Beobachtungen über den Einfluss standörtlicher Verhältnisse auf die Form variabler Pflanzenarten. Mitteil. d. Naturw. Ver. f. Steiermark, 1894. S. 296—309.

40. Kronfeld, M. Bemerkungen über Coniferen. Bot. Centralbl., Bd. 37. 1889. S. 65—70.

41. Lorey, T. Ertragstafeln für die Weisstanne. 2. Aufl. Frankfurt a. M. 1897.

42. Lowe, J. The Yew-trees of Great Britain and Ireland. London 1897.

43. Mahlert, A. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Laubblätter der Coniferen mit besonderer Berücksichtigung des Spaltöffnungs-Apparates. Botan. Centralblatt, Bd. 24. 1885. S. 54, 85, 118, 149, 180, 214, 243, 278, 310.

44. Masters, M. T. Review of some points in the comparative morphology, anatomy and life-history of the Coniferae. Journ. Linn. Soc. Vol. 27. 1890, p. 226—332

45. May, K. J. Die Lebensdauer der Nadeln bei einigen immergrünen Nadelhölzern. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. 1894. S. 648—660.
46. Mayr, H. Das Harz der Nadelhölzer, seine Entstehung, Verteilung, Bedeutung und Gewinnung. Berlin 1894.
47. Meissner, R. Studien über das mehrjährige Wachsen der Kiefernadeln. Botan. Zeitung. Bd 52. 1894. 1. Abt. S. 55—82.
48. Mer, E. Recherches sur les causes d'excentricité de la moëlle des sapins. Revue des eaux et forêts. 1889.
49. — — Sur les causes de la variation de la densité des bois. Bull. Soc. Bot de France, t. 39. 1892.
50. Metzger, A. Der Wind als massgebender Faktor für das Wachstum der Bäume. Mündener forstl. Hefte. III. 1893.
51. — — Studien über den Aufbau der Waldbäume nach statischen Gesetzen. Daselbst, V, VI. 1894.
52. Moeller, J. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Holzes. Wien 1876.
53. — — Anatomie der Baumrinden. Berlin 1882.
54. — — Anpassungserscheinungen im Bau der Rinde. Kosmos, Bd. 12. 1882. S. 16–22.
55. Noack, F. Der Einfluss des Klimas auf die Cuticularisation und Verholzung der Nadeln einiger Coniferen. Jahrb f. wissensch. Botanik. Bd. 18. 1887. S. 519–529.
56. Nobbe. F. Über die Keimungsreife der Fichtensamen. Tharander forstl. Jahrb. 1874 und 1881.
57. — — Beobachtungen und Versuche über die Wurzelbildung der Nadelhölzer. Landwirtsch. Vers.-Stationen. Bd. 18. 1875. S. 279—295.
58. Resa, F. Über die Periode der Wurzelbildung. Dissert. Bonn 1877.
59. Richard, L. C. M. Commentatio botanica de Conifereis et Cycadeis. Stuttgardiae, 1826.
60. Sanio, C. Anatomie der gemeinen Kiefer. Jahrb. f wissensch. Botanik. Bd. 9. 1873. S. 50—126.
61. Sarauw, G. F. L. Rodsymbiose og Mykorrhizer saerlig hos Skovträerne. Botanisk Tidsskrift. Bd. 18. 1893.
62. Schenck. H. Über Jugendformen der Gymnospermen, speziell von Larix europaea. Verh. d. Naturw. Ver. d. preuss. Rheinl. u. Westf. 50. Jahrg Bonn 1893. S. 27—38.
63. — — Über alte Eiben im westlichen Deutschland, im besonderen die Eibe am oberen Schloss zu Siegen. Das. 59. Jahrg. Bonn 1902. S. 33—48.
64. Schröder, J. Beiträge zur Chemie des Holzes. Tharander forstl. Jahrb. Bd. 24. 1874. S. 52.
65. — — Zur Kenntnis des Mineralstoffgehaltes der Tanne. Suppl. z. Tharander forstl. Jahrb. 1878. S. 97.
66. Schröter, C. Über die Vielgestaltigkeit der Fichte. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich. Jahrg. 43. 1898, Heft 2 u. 3.
66a. Schuberg, K. Aus deutschen Forsten. I. Die Weisstanne bei der Erziehung in geschlossenen Beständen. Tübingen 1888.
67. Schumann, C. G. R. Anatomische Studien über die Knospenschuppen von Coniferen und dikotylen Holzgewächsen. Cassel 1889.
68. Schumann, K. Über die weiblichen Blüten der Coniferen Verh. d. Bot. Ver. der Prov. Brandenburg. Jahrg. 44. 1902. S. 5–80.
69. Schwappach, A. Wachstum und Ertrag normaler Kiefernbestände. Berlin 1899.
70. — — Neuere Untersuchungen über Wachstum und Ertrag normaler Kiefernbestände in der norddeutschen Tiefebene. Berlin 1896.
71. — — Untersuchungen über Raumgewicht und Druckfestigkeit des Holzes wichtiger Waldbäume. I. Die Kiefer. Berlin 1897. — II. Fichte, Weisstanne, Weymuthskiefer und Rotbuche. Berlin 1898.

72. Schwarz, F. Dickenwachstum und Holzqualität von Pinus silvestris. Berlin 1899.
73. Strasburger, E. Die Bestäubung der Gymnospermen. Jenaische Zeitschr. Bd. 6. 1871. S. 249—262.
74. — — Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena 1872.
75. Stutzer, E. Die grössten, ältesten oder sonst merkwürdigen Bäume Bayerns. München 1900—1901.
76. Thomas, F. Zur vergleichenden Anatomie der Coniferen-Laubblätter. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 4. 1865/66. S. 23—63.
77. Tschirch, A. u. Faber, E. Experimental-Untersuchungen über die Entstehung des Harzflusses bei einigen Abietineen. Archiv der Pharmacie. 1901. S. 249.
78. Tubeuf, C. von. Beitrag zur Kenntnis der Morphologie, Anatomie und Entwickelung des Samenflügels bei den Abietineen. 12. Ber. d. Bot. Ver. in Landshut, 1892.
79. — — Die Haarbildungen der Coniferen. Forstl.-naturwiss. Zeitschr. Bd. 5. 1896. S. 109, 125, 173.
80. — — Die Nadelhölzer, mit besonderer Berücksichtigung der in Mitteleuropa winterharten Arten. Stuttgart 1897.
81. Weise, W. Ertragstafeln für die Kiefer. Berlin 1881.
82. Wieler, A. Über die Periodicität in der Wurzelbildung der Pflanzen. Forstwissensch. Centralblatt. Bd. 16. 1894. S. 333—349.

1. Familie. **Taxaceae.**

1. Gattung. **Taxus L.**

1. Taxus baccata L., Eibe. (Bearbeitet von Schröter und Kirchner.)

Die Eibe ist ein symbiotropher immergrüner Baum, der ein sehr hohes Alter, aber keine sehr bedeutende Höhe erreicht; als Maximalhöhe sind 17.4 m bei einer Eibe von Harlington bei Hounslow bekannt (42).

Sie findet sich in Mitteleuropa auf den verschiedensten Gebirgsformationen, doch gilt sie vielfach als kalkstet: in Thüringen kommt sie (224) ausschliesslich auf dem zum Muschelkalk gehörigen Wellenkalk vor. nach Zeiske[1]) fehlt sie im Ringgau auf Kieselboden und findet sich nur dem Kalk-Laubwald beigemischt, im südöstlichen Schiefergebirge Niederösterreichs verhält sie sich nach Woloszczak[2]) ebenso. Dagegen wächst sie anderwärts auch auf Gneiss und Serpentin. Kerner (92) hat die Asche dreier auf Kalk. Gneiss und Serpentin gewachsener Exemplare verglichen und folgendes Verhältnis von Kalk und Magnesia darin gefunden:

	auf Serpentin	Kalk	Gneiss
Kalk	16.1	36.1	30.6 %
Magnesia . . .	22.7	5.1	5.7 %
	38.8	41.2	36.3 %.

Daraus zieht Kerner den Schluss, dass die Bittererde den Kalk gewissermassen vertreten kann. In der Schweiz findet sich *Taxus* häufig an steilen sonnigen Kalkwänden, aus Spalten hervorwachsend oder auf Absätzen wurzelnd, so am Nordufer des Walensees, an der Axenstrasse und vielfach im Jura. Er fehlt aber auch im Gneissgebiet des Tessin nicht (bei Locarno z. B.) und gedeiht auf dem Porphyr am Luganersee vortrefflich.

[1]) Zeiske, M. Die Wald- und Gebüschformation des Ringgaus. Abh. u. Ber. d. Ver. f. Naturkunde in Kassel. 1897—1898. Kassel 1898.

[2]) Woloszczak, E. Nachtrag zur Flora des südöstlichen Schiefergebirges von Niederösterreich. Verh. d. zool.-bot. Ges. Wien 1873. S. 539.

Gegen Fröste ist die Eibe empfindlich: Du Hamel du Monceau berichtet von grossem Schaden, der durch den strengen Winter von 1709 unter den Eiben



Fig. 1. *Taxus baccata.*
Eibe auf dem Gerstler bei Burgdorf, Kant. Bern; (nach dem Schweizerischen Baumalbum). Es ist dies die grösste, schönste und wohl auch älteste Eibe der Schweiz. Sie wurzelt in Lehmboden mit Süsswassermelasse als Untergrund und steht in kräftigstem Wachstum. Die Höhe des Baumes beträgt 15 m, der Umfang des Stammes am Boden 4 m, in 1,20 m Höhe noch 3,60 m.

angerichtet wurde[1]); während des kalten Winters 1879/80 erfroren in der Schweiz, in der Rheinebene, Hessen, Thüringen u. a. O. zahlreiche kultivierte Taxusbäume, während andere einheimische Nadelhölzer sich als frosthart erwiesen.

Die Eibe tritt vorzugsweise als Unterholz in geschlossenen Waldbeständen auf. Sie ist unter allen einheimischen Waldbäumen der im höchsten Grade schattenertragende, der das grösste Mass von Bestandesdichte erträgt (30). Gegen lange andauernde Beschattung soll sie dagegen nach Jaennicke (35) empfindlich sein. Andererseits vertragen namentlich die jungen Pflänzchen keine starke Besonnung; Saat und Verschulung sollen deshalb unter Schutzholz vorgenommen werden. Wie sich bei diesen Erfahrungen die oben erwähnten Standorte an steilen, südlich exponierten Kalkfelsen erklären, bleibt noch zu untersuchen.

Die Standorte der Eibe sind vorzugsweise Wälder auf frischem, besonders kalkhaltigem Boden, aber auch Felsen in sonniger Lage, wo der Baum in Strauchform einzeln aus Felsspalten aufwächst. Die Angaben Lowes (42) zeigen, dass die spontan gewachsenen Eiben Englands besonders auf felsigem Terrain, in Geklüft, sowie an Berghängen vorkommen. Sie liebt nach Krasan (39) die Felsen, „da in deren Spalten die Wurzeln am besten gegen raschen Wärmeverlust geschützt sind, und sie liebt den Waldesschatten, weil die Baumkronen am besten die nächtliche Ausstrahlung verhindern." Ob nicht ebenso gut die stete Feuchtigkeit der Felsspalten und die verminderte Transspiration im Walde dafür verantwortlich gemacht werden können (bei dem mesophytischen Anpassungscharakter des Baumes), scheint noch fraglich.

Die Eibe ist verbreitet (nach der Synopsis von Ascherson und Graebner):

In unserem ganzen Gebiet, besonders im Bergland Mittel- und Süddeutschlands (inkl. Belgien, Oberschlesien und Südpolen), im Alpen- und Karpathen-System (vorzugsweise, aber nicht ausschliesslich auf kalkreichem Boden); weniger verbreitet im nördlichen Tiefland; westlich der Elbe nur im Krelinger Bruch bei Walsrode, Provinz Hannover; verbreitet an der Südküste der Ostsee.

In Europa ausserhalb des Gebietes: Frankreich, britische Inseln, Dänemark, südliches Norwegen bis $62^1/_2{}^0$, Schweden bis 61^0, Esthland, Livland, Kurland, Russisch-Littauen, Wolhynien, Podolien, Krim, Kaukasus incl. Talysch, untere Donauländer, Gebirge des Mittelmeergebiets und Südeuropa.

In Asien: Kleinasien, Amanus in Nord-Syrien, Nord-Persien, südwestliches China. In Afrika: Algier.

Höhengrenzen:

	untere Grenze	obere Grenze
Alpen:		
bayerische	373 m	1144 m
Schweiz	—	1400 „
Bayerischer Wald	—	1116 „
Karpathen, Siebenbürgen . .	—	1623 „
Pyrenäen	—	1623 „
Südspanische Gebirge . . .	—	1948 „

Die Eibe war früher in Europa weit stärker verbreitet als gegenwärtig; wie es damit in andern Gebieten steht, ist nicht bekannt.

Ihr Rückgang macht sich in doppelter Weise geltend: 1. wo früher ausgedehnte zusammenhängende Bestände sich fanden, tritt sie nur noch vereinzelt auf; 2. mancherorts ist sie gänzlich verschwunden.

---

[1]) Du Hamel du Monceau. Traité des arbres et arbustes. Deutsche Übersetzung. Nürnberg 1763. Bd. II, S. 231.

Als Ursache dieses Rückganges gilt folgendes:

1. Eine frühere ausgedehnte Raubwirtschaft zur Gewinnung des trefflichen Bogenholzes; darüber siehe besonders bei Lowe (42) und Jaennicke (35) viele interessante Angaben.
2. Der vielfache Übergang von der Plänterwirtschaft zum Kahlschlag, bei welchem die Eibe keinen Platz findet.
3. Ihre Unterdrückung durch die Forstwirtschaft wegen zu langsamen Wuchses.
4. Ihre starke Dezimierung durch das Wild, weil sie wintergrün ist: auf der Insel Inch Lonaig in Schottland fehlt in einem ausgedehnten Eibenforst der Nachwuchs, seit ein Rudel Hirsche eingeführt wurde, der ihn immer wieder zerstört (42).
5. Die von Willkomm (224) gemachte, von ihm übrigens angezweifelte Angabe, wonach die Samen von keinem Vogel berührt und also auch nicht verbreitet werden sollen, steht mit so zahlreichen gegenteiligen Beobachtungen in Widerspruch (vergl. S. 77), dass sie wohl auf einen Irrtum zurückgeführt werden muss. So beobachtete Dodel Reste gefressener Samen, Lowe macht Mitteilungen über das Fressen der Hüllen und das Liegenlassen der Samen durch Vögel, und nach einer von Prof. Vogler-St. Gallen mitgeteilten Beobachtung des Herrn de Blonay in Lausanne traten in dessen Garten unter einer Ceder massenhaft Taxuskeimlinge, spontan aus Samen aufgegangen, auf, welche die Vögel verschleppt hatten. Auch die auf Felsabsätzen so häufig wachsenden Bäume werden wohl durch Vögel angesiedelt sein.

Nähere Angaben über die interessante Frage der hier nicht im einzelnen zu verfolgenden früheren weiten Verbreitung und die Ursachen des Rückganges findet man unter anderem bei Conwentz (12), Lowe (42), Jaennicke (35), Korschelt (38), Willkomm (224).

A B C

Fig. 2. *Taxus baccata.*
Keimung und Keimpflanze; 1:1.
A ganzer Same im Beginn der Keimung.
B Endosperm und Keimling im Längsschnitt.
C Keimpflanze.
(A und B nach Dodel, C nach Lubbock.)

Die Keimung erfolgt nach Typus 3 von Klebs (**101**): zwei oberirdische Kotyledonen; Hauptwurzel vom ersten Austritt aus dem Samen an lebhaft wachsend; das Hypokotyl schafft die Kotyledonen aus dem Samen über die Erde; der Wurzelhals ist nicht oder nur wenig verdickt, und das Endosperm ist ausgezeichnet durch ein selbständiges Wachstum (letzteres nach Tscherning).[1])

Im einzelnen sind die Vorgänge folgende (Dodel [17], Tscherning):

Wenn der Same im feuchten Boden liegt, so wird durch das Wachstum des Endosperms die Samenschale gesprengt; sie reisst meist vom Wurzelende des Keimlings an längs der beiden Längskanten auf (Fig. 2 A). Das Wurzelende wird durch rasche Streckung herausgeschoben, krümmt sich abwärts in die Erde und wird zur kräftigen absteigenden Pfahlwurzel, welche rasch Seitenwurzeln erzeugt. Dann strecken sich die 2 Kotyledonen, schieben ihre Basen mit der dazwischen liegenden Stengelspitze hinaus, bleiben aber mit ihren mittleren und obern Teilen noch so lange im Endosperm eingeschlossen, bis dieses ausgesogen

[1]) Tscherning, Untersuchungen über die Entwicklung einiger Embryonen bei der Keimung. Dissert. Tübingen 1872.

ist (Fig. 2 B). Das hypokotyle Glied verlängert sich stark, macht ein scharfes, aufwärts gerichtetes Knie, welches den Boden durchbricht und endlich die Kotyledonen herauszieht. Dabei werden nach Hartig (29a) häufig auch die Samenhäute kappenförmig mit emporgenommen. Dann streckt sich das hypokotyle Glied gerade, die beiden Kotyledonen breiten sich aus und fungieren als erste Laubblätter.

Der Keimling (Fig. 2 C) hat eine fleischige, farblose, wenigfasrige Hauptwurzel und ein aufrechtes, rundes, kahles, bald verholzendes Hypokotyl. Die Kotyledonen sind den Nadeln der erwachsenen Pflanze sehr ähnlich, haben aber eine stumpfe oder gekerbte Spitze, sechs Farbstoffgänge und führen die Spaltöffnungen auf der obern Seite (**186**). Das Stämmchen ist grün und durch die Nadelkissen kantig. Die auf die Kotyledonen folgenden Primärnadeln sind nach Lubbock (**125**) gegenständig, mit ungleich entwickelten Paarlingen, nach v. Tubeuf (**186**) spiralig, selten decussiert; sie gleichen im übrigen völlig den Folgeblättern: die Entwicklung ist also eine homoblastische. Jugend- und Folgeform kaum verschieden. Als Schutzmittel des Keimlings ist nur das reiche Nährgewebe zu erwähnen; andere sind nicht bekannt.

Die erwachsene Pflanze zeigt folgende ökologische Erscheinungen:

Die Bewurzelung (Fig. 3) ist eine tiefgehende. Die Faserwurzeln sind verschieden gebaut, entweder ganz ohne Wurzelhaare (Fig. 3 A) oder mit reich-

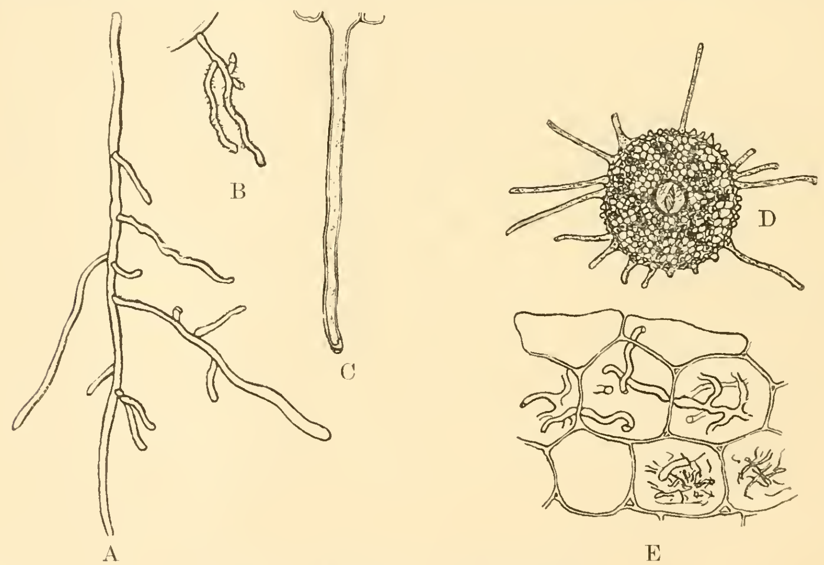


Fig. 3. *Taxus baccata.* Bewurzelung.

A Saugwurzeln einer jungen Pflanze; Wurzelhaare beinahe fehlend. B ebenso, von derselben Pflanze, aber mit starker Ausbildung der Wurzelhaare; 1 : 1. C Einzelnes Wurzelhaar, fein punktiert; 30 : 1. D Querschnitt durch ein Saugwürzelchen mit endotropher Mykorrhiza (die dunkeln Zellen!) und Wurzelhaaren; 20 : 1. E Endotrophe Mykorrhiza; 200 : 1. (Orig. Sch.)

lichen Wurzelhaaren versehen (Fig. 3 B, C). Eine endotrophe Mykorrhiza hat zuerst Sarauw (61) nachgewiesen und v. Tubeuf (79) bestätigt; in Zürich (Garten der landw. und forstw. Schule) auf kräftigem Tonboden fand Sch. Faserwurzeln ohne Mykorrhiza und ohne Haare, und Wurzeln mit Mykorrhiza und mit Haaren (Fig. 3, D und E). Über die Periodizität des Wurzelwachstums ist nichts bekannt.

Der erstarkende Keimspross bleibt zeitlebens die Hauptachse des Baumes. Die Blüten treten niemals an der primären Achse auf, die Pflanze ist mindestens dreiachsig. Seitenknospen entstehen aus zahlreichen Blattachseln; normal entwickeln

sie sich hauptsächlich am obern Ende des Jahrestriebes, nach Hofmeister[1]) nur über den 2—5 obersten Nadeln desselben; ich fand Seitensprosse an kräftigen Trieben auch viel weiter unten, bei den orthotropen Sprossen ringsherum, bei den dorsiventralen Seitensprossen vorzugsweise an den Flanken. Am Hauptspross ist Prolepsis eine nicht gerade seltene Erscheinung: man sieht häufig den Endtrieb schon im ersten Jahre sich verzweigen.

Die Ausschlagsfähigkeit des Baumes ist enorm: überall ist er bereit, aus schlafenden Augen (Proventivknospen) und bei Verstümmelungen auch aus Sekundärknospen, Wasserreiser zu erzeugen. Bald sitzen sie reihenweise auf der Oberseite stärkerer Seitenäste, bald entspringen sie dichtgedrängt dem Stamm und überziehen ihn völlig mit einer grünen Hülle. Bei Verlust des Gipfeltriebes tritt meist nicht ein einzelner Ersatztrieb, sondern ein ganzes Büschel an seine Stelle. Auch Adventivknospen vermag *Taxus* zu bilden und Stamm- und Stocklohden zu treiben. Wurzelbrut bildet er nicht, wohl aber Senker aus niederliegenden Basalzweigen. Auch lässt er sich leicht durch Stecklinge und sogar armsdicke Setzstangen vermehren (224). Seine vegetative Vermehrungsfähigkeit ist also ganz ausserordentlich; daher auch seine Lebenszähigkeit.[2]) Dieselbe drückt sich auch durch die Verpflanzbarkeit in jedem Lebensalter aus, „die durch zahlreiche Beispiele zu Elvaston Castle erwiesen ist, wo Bäume von 6—12 m Höhe aus Entfernungen bis zu 50 Kilometer versetzt worden sind (35).“



Fig. 4. Schematischer Schnitt durch eine alte Eibe bei Tintern, England. (Nach Lowe.)
Um den abgestorbenen Hauptstamm haben sich 2 Kreise von Tochterstämmen gebildet, die später zusammenwachsen werden.

Über die Stammbildung im höheren Alter hat namentlich Lowe (42) an zahlreichen alten englischen Eiben sorgfältige Untersuchungen angestellt. Darnach haben alte Eiben meist einen aus mehreren Stämmen verwachsenen „Scheinstamm“; betrachtet man denselben irrtümlicherweise als einfach, so wird das Alter natürlich bedeutend überschätzt. Das ist eine Hauptfehlerquelle bei der Beurteilung des Alters bejahrter Eiben! Nach Lowes Beobachtungen hat die Eibe höchstens bis zu 200—250 Jahren ihres Alters einen einfachen Stamm; ältere Eiben zeigen stets Scheinstämme. Wird der noch intakte Stamm der Eibe zerstört oder beschädigt, was in 100 Jahren mindestens einmal vorkommt, dann erheben sich meist dicht an dessen Basis und oft rings um dieselbe zahlreiche Wurzelschösslinge oder frische Triebe aus Adventivknospen, welche nach einiger Zeit mit einander verwachsen. Bei Tintern steht am Wege nach der Wyndcliff eine Eibe, die ein lehrreiches Beispiel in dieser Hinsicht bietet. Der 30 cm Durchmesser haltende, etwa 60—70 Jahre zählende Stamm

[1]) Hofmeister, W. Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868. S. 430.

[2]) Seine Eignung zum Verschneiden ist bekannt. Er war ein beliebtes Opfer des Zopfstils unserer Gärten; Abbildungen siehe bei Veitch (Manual of the Coniferae), Lowe (42), Loudon (Arboretum et fruticetum britannicum). Als dichte dunkle Hecke ist er noch heute, namentlich in England beliebt; Lowe erwähnt u. a. eine 50 m lange, 4 m hohe und 2 m dicke Taxushecke auf Pewsey (Wiltshire, England).

ist seit etwa 15—20 Jahren tot, aber von 2 Kreisen junger Bäume von 6—10 cm Durchmesser umgeben, deren innerer — 8 Stämmchen — sich unmittelbar an den toten Stamm anlehnt, während der äussere Kreis von 11 Stämmchen den innern etwas weniger dicht umgibt. Die Bäumchen stehen aber doch einander so nahe, dass sie im Laufe von 50—60 Jahren zu einem einzigen Stamm verwachsen sein werden, dessen Durchmesser dann nach gewöhnlicher Rechnung auf etwa 400 Jahre und darüber deuten würde, während er in Wirklichkeit nur 150 Jahre alt ist. Der Gesamtdurchmesser beträgt jetzt 1,45 m. (Fig. 4.)

Sehr häufig sind im Innern alter Eibenstämme (oder Scheinstämme!) weite Höhlungen. In der umfangreichen Tabelle von Lowe (35) finden sich u. a. folgende Fälle:

England:

Nr. 8. Llangeitho. Cardigan; 1,36 m Durchm. in 1 m Höhe: Hohl, Inneres als Kohlenbehälter für die Küche verwendet!

„ 128. Tisbury, Wilts.; 3.59 m Durchm. in 1 m Höhe: Hohl, 17 Personen frühstückten darin.

Normandie:

Nr. 4. La Haye de Routot. Dep. Eure; 3 m Durchm. in 1 m Höhe: Hohl, innen eine Kapelle.

„ 10. Estry, Calvados; 3,20 m Durchm. in 1 m Höhe: Ganz hohl, auffallend üppig belaubt, Eingang 1,50 m breit, ausserdem schmälere Spalten.

Bemerkenswert sind auch die von Lowe wiederholt zitierten Fälle von Ausfüllung hohler alter Eiben durch Wurzeln (Nr. 10 seiner Liste: Hohl! Innen mächtige Wurzeln; Nr. 51, 66, 73, 81, 89: Hohl, im Innern viele Wurzeln; Nr. 131, ein Baum von 3,1 m Durchm. war vor 50 Jahren ganz hohl, ist aber jetzt von Wurzeln wieder vollständig ausgefüllt!)

Das Längenwachstum der Triebe ist ein ausserordentlich langsames, 25—30 mm bis zum 6. Jahr, dann etwas stärker, aber viel schwächer als bei allen andern europäischen Nadelhölzern (242). Bei Freistellung jüngerer Pflanzen bleibt der Wuchs bisweilen strauchartig; so fand Willkomm[1]) am Gipfel des Puig de Torella auf Mallorca einen völlig zwerghaft gebliebenen, alten Taxusbusch.

Auch der Dickenzuwachs ist sehr gering. Nach Messungen von Röse[2]) an einem jüngeren (I) und einem älteren (II) Stammstück verlangsamt sich das Dickenwachstum vom 60. Lebensjahre an beträchtlich, wie folgende Zahlen zeigen:

	Jahresperiode	Durchschnitts-Jahrringbreite
I	Vom 1.— 20. Jahre	0,32 mm
	„ 20.— 50. „	1.2 „
	„ 50.— 60. „	0,82 „
II	Vom 60.—100. Jahre	0,45 mm
	„ 100.—150. „	0,36 „
	„ 150.—200. „	0,25 „.

Diese Werte bleiben übrigens erheblich hinter den normalen zurück.

Schenck (63) gibt folgende Tabelle über mittlere Jahrringbreiten, welche die bedeutende Variation zeigen:

---

[1]) Willkomm, M. Spanien und die Balearen. Berlin 1876.

[2]) Röse, A. Taxus baccata L. in Thüringen. Bot. Zeitg. 1864. S. 298.

	Alter	Stammdurchmesser	Mittlere Ringbreite
1. Eibe von Dermbach[1]	210 Jahre	50 cm	1.190 mm
2. Ast einer Eibe in Frankfurt	51 „	18,5 „	1,814 „
3. Stamm der Darmstädter Sammlung I	36 „	10 „	1,389 „
4. „ „ „ „ II	37 „	10,3 „	1,392 „
5. Ast „ „ „ III	140 „	9,5 „	0,339 „
6. „ „ „ „ VI	113 „	9,5 „	0,42 „
7. Stamm aus der Orangerie in Darmstadt	130 „	24 „	0,923 „
8. Stamm aus Weilburg	143 „	23 „	0,804 „
9. „ von Allbach, Oberbayern . . .	247 „	38 „	0,769 „
10. „ „ Schell, Oberbayern . . .	350 „	44.5 „	0.635 „ .

Jaennicke (35) kommt unter besonderer Berücksichtigung der Angaben von Lowe u. a. zu dem Resultat, dass bei 30—40 cm Durchmesser nicht über-



Fig. 5. *Taxus baccata.*
Eibe zu Cherkley Court (nach Lowe); eine in England als „Blumenkohl-Eibe" bezeichnete Spielart

schreitenden Stämmen eine mittlere Ringbreite von 2.50—2.75 mm anzunehmen sei, bei älteren dagegen eine solche von 2—2.25 mm; Schenck hält die Regel, dass die Eibe im hohen Alter langsameres Dickenwachstum erfährt, nicht für allgemein giltig. Jedenfalls stimmen die meisten Autoren in der Ansicht überein, dass die alten Eiben ganz bedeutend in ihrem Alter überschätzt wurden und noch werden, besonders aus dem angegebenen Grunde, dass sie meist einen aus mehreren Teilstämmen kombinierten Scheinstamm haben. Für die Bestimmung des Alters aus dem Durchmesser sind also sehr verschiedene Zahlen angegeben worden.

[1]) Die ersten 60 Ringe messen im Radius zusammen nur 23 mm, bei ca. 70 Jahren folgen die breitesten Ringe, welche an einer Stelle sogar fast 7 mm erreichen.

A. De Candolle stellte als Norm auf, dass der jährliche Durchschnittszuwachs des Durchmessers der Eibe für die ersten 150 Jahre etwas mehr, von da an etwas weniger als eine Pariser Linie (= 2.25 mm) betrage. Bei Ermittlung des Alters sehr alter Bäume wäre somit die Hälfte der Millimeter des Stammdurchmessers gleich der Zahl der Jahre. Willkomm (**224**) setzte als mittleren jährlichen Zuwachs 2,5 mm.

Der Stamm besitzt eine rotbraune, blätterige Rinde, später eine graubraune, in Platten sich ablösende Borke; das Holz ist hart und sehr schwer, sein spez. Gewicht beträgt im luftfreien Zustande 1.48—1.53, in der Reinasche ist der hohe Kalkgehalt (ca. $^2/_3$ der Gesamtasche) bemerkenswert[1]); das Kernholz ist von einer schön rotbraunen Farbe.

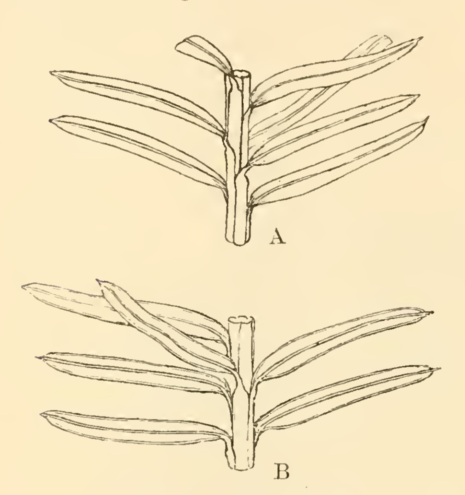


Fig. 6. *Taxus baccata.*
Stück eines dorsiventralen Seitentriebes.
A von oben, B von unten. 1 : 1.
Scheitelung der Nadeln durch Drehung des Stiels.
(Orig. Sch.)

Eine Arbeitsteilung der Sprosse in Langtriebe und Kurztriebe fehlt: es sind nur Langtriebe vorhanden.

Der Ablaufwinkel der Seitenäste ist sehr verschieden: die starken unteren Seitenäste haben die Tendenz, sich zu Sekundärwipfeln aufzurichten; nicht selten verwachsen schliesslich mehrere solcher Sekundärstämme mit dem Hauptstamm zu einem „Scheinstamm", der dann natürlich bedeutend jünger ist, als ein gleichdicker echter Stamm (63. 42). Die höher angesetzten Äste und Zweige zeigen meist offene Ablaufwinkel.

Die Internodialkurve ist wenig ausgeprägt: die untersten und obersten Internodien sind etwas kürzer als die mittleren.

Die Zweige zeigen deutliche Hypotrophie: auf der Oberseite sind die Interstitien zwischen den Nadeln und die Nadelkissen selbst schmäler als auf der Unterseite (Hofmeister, a. a. O.), die Holzkörper sind unten stärker verdickt, das Mark exzentrisch.

Die Blattstellungen sind folgende:

Kotyledonen wirtelig,
Primärblätter decussiert oder spiralig,
Folgeblätter spiralig, nach $^5/_{13}$ Stellung, bei schwächern Sprossen auch nach $^3/_8$.

Die Richtung der Nadeln ist verschieden an den orthotropen und plagiotropen Sprossen: an den aufrechten Trieben sind die Nadeln symmetrisch gebaut, nach allen Seiten abstehend, horizontal oder etwas aufgerichtet. An den horizontalen oder schiefen Seitensprossen sind sie durch Drehung ihres Stieles mehr oder weniger „gescheitelt", d. h. in eine (horizontale) Ebene geordnet; zugleich zeigen sie am Grunde fast stets eine Asymmetrie, die in einer sichelförmigen Krümmung innerhalb der Spreitenebene zum Ausdruck kommt (**149**). Alle Nadeln kehren ihre Oberseite nach oben, die Unterseite nach unten, so dass ein dorsiventraler Bau des Sprosses resultiert (Fig. 6, A und B).

Dabei zeigen sich folgende Übergänge an der Nadelstellung, in Zusammenhang mit der Richtung der Zweige (Fig. 7):

[1]) Thoms, G. in Ber. d. Versuchsstation Riga, Heft X, 1902, S. 246.

1. Streng radiäre Anordnung der Nadeln
   a) beim primären Hauptstamm (Fig. 7,1),
   b) bei aufrechten Sekundärwipfeln,
   c) bei kleinen Wasserreisern, welche aus schlafenden Augen auf der Oberseite horizontaler Äste oder am Stamm entstanden sind (Fig. 7,6). Solche gehen später häufig in die geneigte Lage über und zeigen

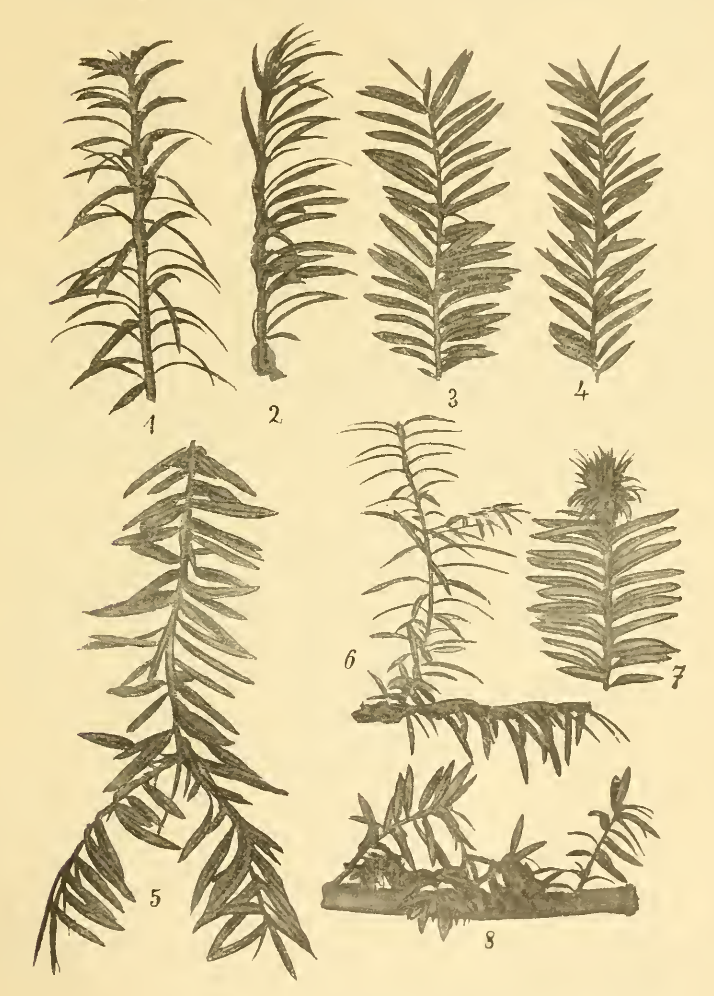


Fig. 7. *Taxus baccata* L. 1:2.

Anisomorphie der Sprosse und Abhängigkeit der Nadelanordnung von der Lage im Raum.
1. Orthomorpher (aufrechter und radiär gebauter) Endtrieb. 2. Halb dorsiventraler oberer Primärast. 3. Vollkommen dorsiventraler unterer Seitentrieb von oben: Nadeln in einer Ebene. 4. Derselbe von unten. 5. Herabhängender Seitentrieb aus dem Innern des Baums mit ungeordneten Nadeln. 6. Orthomorpher Wasserschoss auf einem dorsiventralen Seitenast. 7. Radiär gebaute Galle von Cecidomyia taxi am Ende eines dorsiventralen Sprosses (Aufhebung der dorsiventralen Reaktionsfähigkeit durch den Gallenreiz). 8. Kleine Wasserschosse mit Übergang vom radiären zum dorsiventralen Bau. (Orig.-Phot. v. Sch.)

   dann Scheitelung der Nadeln, in allmählichem Übergang aus der radiären Anordnung entstanden (Fig. 7,8).

2. Streng dorsiventrale Ausbildung. Nadeln scharf gescheitelt, nahezu in einer Ebene liegend. Zum Unterschied von der Weisstanne sind hier

keine Differenzen in der Nadellänge zwischen dorsalen und ventralen Nadeln zu beobachten, da eine gegenseitige Beschattung nicht stattfindet: so bei horizontal gestellten Seitenzweigen. Die obersten Nadeln immerhin stellen sich so, dass die Knospen geschützt sind (Fig. 7, 3 u. 4).

3. Halbe Scheitelung. Zwischenform zwischen 1 und 2, bei schräg aufwärts wachsenden starken Seitenästen (Fig. 7, 2).
4. Ungeordnete Stellung bei schlaff hängenden Zweigen, wie sie im Innern älterer Bäume vorzukommen pflegen (Fig. 7, 5).

Es möge noch erwähnt werden, dass durch den Gallenreiz die Reaktionsfähigkeit der Blätter auf andere richtende Einflüsse aufgehoben wird. Die von *Cecidomyia taxi* Jnchb. befallenen Endknospen scharf dorsiventraler Triebe entwickeln sich zu durchaus radiär gebauten Blattbüscheln (Fig. 7, 7).[1])

Über die Ursachen der Heteromorphie der Sprosse liegen Untersuchungen von Frank (47) vor, welcher mit dorsiventralen horizontalen Sprossen folgende Versuche anstellte:

1. Horizontale Zweige, deren junge Seitentriebe eben in der Entwicklung begriffen waren (ihr Längenwachstum noch nicht beendigt hatten, aber an ihren ältesten Teilen schon Scheitelung zeigten), wurden an der lebenden Pflanze in vertikal aufrechter Stellung fixiert. Es zeigte sich folgendes:
   α) Der Terminalspross krümmte sich aus der vertikalen Lage im Bogen, so dass die jüngern Teile horizontal lagen, mit den Nadeloberseiten nach oben; dann wuchs er horizontal weiter.
   β) Die Seitenknospen, deren Längsachsen so wie so horizontal standen, deren Scheitelungsebene aber annähernd vertikal stand, drehten sich durch eine Achsendrehung auf dem kürzesten Weg um 90°, um die Scheitelungsebene in die Horizontale zu bringen, also die rechten Seitensprosse linksum, die linken rechtsum.
2. Analoge Sprosse wurden in vertikal geneigter Stellung fixiert.
   α) Die Terminalsprosse krümmten sich aufwärts, bis die erhobenen Teile wagrecht standen.
   β) Die Seitenknospen verhielten sich wie oben.
3. Die Sprosse wurden in ihrer horizontalen Lage belassen, aber umgewendet, so dass die ursprüngliche Unterseite nach oben zu liegen kam. Hier erfolgte bei allen Sprossen eine Achsendrehung um 180°, so dass die ursprüngliche Lage wieder hergestellt wurde.
4. Die Experimente 1—3 wurden wiederholt mit neuen Trieben, die noch im Knospenzustand waren, also noch keine Scheitelung und keine Differenz zwischen Unter- und Oberseite zeigten. Hier krümmten sich die austreibenden Triebe horizontal in jeder beliebigen Ebene, und die Scheitelung erfolgte dann nachträglich in der Horizontalen.
5. Die Experimente wurden mit demselben Erfolg im Dunkeln wiederholt.

Frank schliesst aus seinen Versuchen, „dass die Zweige der untersuchten Coniferen unter allen Umständen durch entsprechende Krümmungen wagrechte Stellung einnehmen, wenn sie vor oder während der Periode ihres Längenwachstums in eine andere Richtung gebracht werden, und dass diese Krümmungen auch bei völligem Ausschluss des Lichtes stattfinden. Hervorgehoben sei noch-

[1]) Diese Galle ist stellenweise sehr häufig: so um Zürich in Anlagen und auf dem Albis. Lowe fand 1889 zu Tintern bei Wyndcliffe fast alle Eiben reichlich mit Gallen besetzt und stark darunter leidend. Bemerkenswert ist, wie Jaennicke berichtet, dass das Insekt männliche Bäume zu meiden scheint.

mals, dass wenn die Coniferensprosse einmal vermöge der eigentümlichen Scheitelung und Wendung der Blätter die differente Organisation einer Ober- und Unterseite angenommen haben, jene Bewegungen in einer bestimmten Beziehung zu dieser Organisation stehen, indem stets die morphologische Oberseite des Sprosses zenitwärts zu liegen kommt. Wo durch Krümmungen allein diese Lage nicht erreicht werden kann, da helfen Achsendrehungen, welche den Spross, und zwar immer auf dem kürzesten Weg, in die natürliche Stellung versetzen. Kommt aber der Spross, noch ehe seine differente Organisation an der Ober- und Unterseite sich ausgebildet hat, in eine widernatürliche Lage, so wird, wenn sein Längenwachstum beginnt, zwar auch immer die wagrechte Stellung wieder eingenommen, aber ohne dass jetzt eine bestimmte Kante zur obern würde: es erfolgen nämlich die Krümmungen in beliebigen Ebenen und jene Achsendrehungen unter-

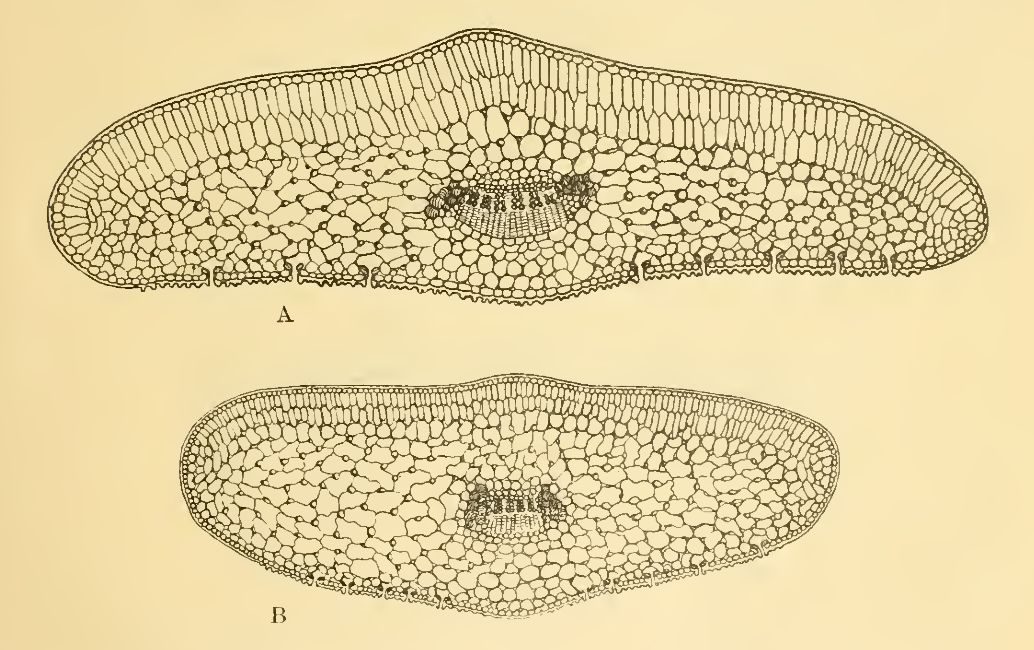


Fig. 8. *Taxus baccata.* Querschnitt durch die Nadel.
A Von einem Seitentriebe der langnadligen Varietät Dovastoni. B Von einem Gipfeltrieb der kurz- und dicknadligen Varietät epacridioides. 42 : 1. (Orig. Sch.)

bleiben. So bleibt der Spross in jedweder horizontalen Lage, in welche er gerade gelangt, und es erfolgt nun erst seine morphologische Differenzierung entsprechend der Stellung, die er jetzt zum Horizont einnimmt. Daraus geht aber hervor, dass nicht nur die Orientierung bei diesen Gestaltungsprozessen sich unmittelbar nach der jeweiligen Stellung des austreibenden Sprosses zum Horizonte richtet, sondern dass auch die Unterscheidung eines Oben und Unten, welche der Spross bei seinen durch Schwerkraft und Licht erregten Krümmungen und Achsendrehungen vornimmt, erst ein weiterer Ausfluss jener morphologischen Orientierung ist, dass mithin die Unterscheidungsgabe zwischen oben und unten durch die Wirkung der Gravitation selbst dem Sprosse beigebracht wird."

Goebel (**55**) drückt das so aus: Wir betrachten in den meisten Fällen die plagiotrope Richtung als das Primäre, die dorsiventrale Ausbildung als das Sekundäre.

Blattdauer: Die Nadeln sind immergrün und werden nach Lubbock (**125**) im Mittel 8 Jahre alt.

Der anatomische Bau der Nadel (Fig. 8) zeigt eine stark ausgeprägte Dorsiventralität: oben zwei Lagen Palissaden, bei den etwas klinotropen Nadeln dorsiventraler Seitenzweige oft schief gerichtet (Fig. 8 A), bei den hemiorthotropen Nadeln der orthotropen Sprosse senkrecht zur Oberfläche stehend (Fig. 8 B). Die Spaltöffnungen liegen in zwei Längsstreifen links und rechts vom Mittelnerv, durch Papillen geschützt. Dagegen fehlen die bei unsern andern immergrünen Coniferen vorkommenden Wachspfropfen in der Spaltöffnungsgrube völlig (geringe xerophytische Anpassung). Stereiden fehlen durchaus; *Taxus* hat das mechanisch am schwächsten gebaute Blatt unserer einheimischen Coniferen; nur die Knospenschuppen und der Blattstiel (s. unten) entwickeln mechanisches Gewebe. Es mag das mit der Schattenliebe des Baumes zusammenhängen. Ausser bei *Taxus* fehlt das sklerenchymatische Hypoderm nach Thomas (75) nur noch bei folgenden Coniferen: *Tsuga canadensis, Abies amabilis, Taxodium distichum, Glyptostrobus heterophyllus*. *Taxus* ist nach Noack (55) auch die einzige unserer immergrünen Coniferen, deren Nadeln ausser im Gefässbündel keinerlei Verholzung der Zellen zeigen.

Der Nadelstiel enthält, entsprechend seiner stärkern Beanspruchung, mechanisches Gewebe in Form von Collenchym, das rings herum hypodermal entwickelt ist, an den beiden Kanten etwas stärker: auch die Epidermiszellen sind stärker verdickt als in der Spreite.

Der Knospenschutz wird durch Knospenschuppen (Fig. 9) versehen, die als Hemmungsbildungen zu betrachten sind. Anatomisch zeigen sie eine schwache



Fig. 8. *Taxus baccata*. Endknospe und oberste Seitenknospe eines Gipfeltriebes. 4:1. Durch die anliegenden oberen Nadeln wird der Knospenschutz verstärkt. Bei B ist der allmählige Übergang der Nadeln zu Schuppen deutlich zu sehen. (Orig. Sch.)

Differenzierung der Gewebe: Palissaden und Schwammgewebe sind nicht ausgebildet, Spaltöffnungen finden sich entweder nur auf der Oberseite der Schuppen, oder auch auf der Unterseite: *Taxus* ist die einzige Conifere, welche Spaltöffnungen an den Knospenschuppen zeigt (**59**). Die Gefässbündel sind rudimentär. Unter der Epidermis der Unterseite ist eine sonst fehlende Schicht mechanischer Zellen entwickelt (Fig. 10).[1]) Verstärkt wird der Knospenschutz durch die anliegenden obersten Nadeln des Triebes (Fig. 9 A). Beim Austreiben bleiben die Knospenschuppen an der Basis des Triebes sitzen („tubuläre Deperulation" nach Masters [44]). Die unteren verändern sich nicht, die obern aber verlängern sich zu dünnen weisslichen membranösen Blättchen, welche die jugendlichen Nadeln noch längere Zeit

[1]) Grüss (**59**) bemerkt: „Harzgänge erscheinen nur selten." Ich konnte keine finden; es wäre sehr bemerkenswert, wenn das sonst völlig fehlende Harz in den Knospenschuppen allein aufträte!

bedecken und schützen. Der Übergang zu den Nadeln ist meist ein plötzlicher; seltener sieht man Zwischenbildungen, wo eine grüne Nadel an der Spitze in ein membranöses schuppenähnliches Läppchen übergeht.

Schutzmittel: Die Eibe ist unter allen Coniferen die einzige, welche des Harzes vollkommen entbehrt; ihre nächsten Verwandten, *Cephalotaxus* und *Torreya*, sind harzführend. Dagegen ist sie die einzige giftige Conifere. Sie enthält im Holz, Rinde, Blättern[1]) und Samen (aber nicht im fleischigen Arillus derselben) ein Alkaloid, das von Marmé Taxin genannt wurde (**80**). Nach Büsgen (**17**) vicariiert bei *Taxus* das Gift als Schutzmittel für das Harz der übrigen Coniferen. Es ist eine Nitrilbase von der Formel $C_{37}H_{52}O_{10}N$ [2]) und wirkt nach Versuchen von Borchers (**80**) und Berthier (3) besonders giftig auf Säugetiere (bei Infusion sind 0,117 g in 3/4 Stunden für Hunde, 0,026 für Katzen und 0,02 für Kaninchen tötlich). Besonders häufig werden Vergiftungenen von Pferden konstatiert, das Rindvieh scheint weniger empfindlich zu sein; wenigstens wird berichtet, dass in manchen Gegenden von Tirol die Bauern das Vieh an *Taxus* gewöhnen. Forstverwalter Landolt, Büren, Kanton Bern, berichtet: Auf den Weiden der Jurahöhe zwischen Börnigen und Romont ist die Eibe häufig und hat vom Rindvieh- oder Ziegenfrass ganz den Habitus der „Geissetannli" (= Verbissfichte) angenommen. (Mitteilung von Prof. Vogler-

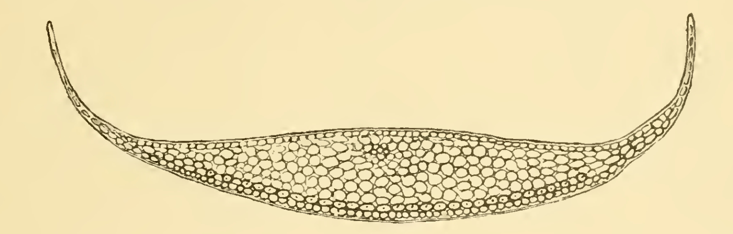


Fig. 10. *Taxus baccata*. Knospenschuppe im Querschnitt mit einer subepidermalen Schiecht von Stereïden unter der äusseren Epidermis. 55 : 1. (Orig. Sch.)

St. Gallen). Über die Wirksamkeit des Taxins als Schutzmittel gegen Verbeissen durch das Wild widersprechen sich die vorliegenden Beobachtungen. Die meisten Forstmänner sind der Ansicht, dass Blätter und Früchte ohne Schaden von allen Wildgattungen abgeäst werden[3]). Auch Errera (**41**) gibt an, dass Weidetiere das Laub nicht verschmähen. Andere bestreiten dies; so will Pfizenmayer[3]) eine Rehgeiss und ihre Jungen infolge des Genusses von ca. 100 g Blättern verendet gefunden haben. (Sch.)

Die Eibe beginnt etwa mit dem 20. Lebensjahr blühbar zu werden und entwickelt ihre Blüten im zeitigen Frühjahr, im März oder April: in Wien durchschnittlich am 30. März (**49**), in Giessen am 20. April (**79**); an südlichen Standorten blüht sie bereits im Februar. In England wurde im warmen Winter 1881/82 ein um 24 Tage verfrühtes Ausstäuben des Pollens gegen die normale Blütezeit beobachtet[4]). Der Baum ist zweihäusig; nur als anscheinend seltene

[1]) Nach Revue des eaux et forêts 1894 sollen die jungen hellgrünen Nadeln noch nicht giftig sein, ebenso nach Cornevin (Des plantes vénéneuses. Paris 1887). Auch das Holz scheint weniger giftig zu sein; dafür spricht seine Verwendung zu Trinkgefässen, besonders in den Pyrenäen (42).

[2]) Hilger und Brande in Ber. d. d. chem. Ges. 1880, S. 464—468.

[3]) Vgl. Pfizenmayer, W., in Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen. 1896. S. 141 u. 306.

[4]) Preston, H. W., in Journ. of Botany. New Ser. vol. XI, 1882. p. 161.

Ausnahme finden sich männliche und weibliche Blüten auf derselben Pflanze, bald so, dass (wie u. a. Sanio beobachtete) auf vorzugsweise weiblichen Exemplaren an einzelnen Zweigen männliche Blüten auftreten, bald (wie z. B. ein in den Hohenheimer Anlagen stehender Baum zeigt) in einer solchen Weise, dass männliche Exemplare einzelne mit lauter weiblichen Blüten besetzte Zweige hervorbringen, bald endlich so, dass anscheinend regellos auf benachbarten Zweigchen männliche und weibliche Blüten stehen, was ebenfalls bei einer in Hohenheim befindlichen Eibe der Fall ist. Die männlichen und die weiblichen Individuen zeigen geringe Unterschiede im Habitus, insofern als die männlichen im allgemeinen einen höheren Wuchs, längere Internodien und kürzere Blätter aufzuweisen pflegen. Die Angabe von Willkomm (224), dass die männlichen Bäume mehrere Jahre früher mannbar werden, als die weiblichen, fand ich an Pflanzen des Hohenheimer botanischen Gartens bestätigt, wo von einer Anzahl 12 Jahre alter Exemplare 3 männliche, aber noch kein weibliches Blüten trugen. Die Blüten beider Geschlechter stehen auf der Unterseite vorjähriger Zweige am Ende besonderer achselständiger und gestauchter, mit Hochblättern besetzter Sprosse. Sie werden infolge dieser Stellung während der Blütezeit vor Regen geschützt und zugleich durch die Blätter verborgen (68). An den blühbaren Pflanzen erzeugen zunächst gewisse Zweige in den Achseln ihrer unteren Blätter Blütensprosse, in den oberen dagegen Laubsprosse, während die Hauptaxe sich fortgesetzt noch weiter entwickelt; erst nach einigen Generationen erzeugen die Jahrestriebe bis zu ihrer Spitze Blüten, womit dann in der Regel auch die terminale Fortsetzung der Triebe abgeschlossen ist (222).

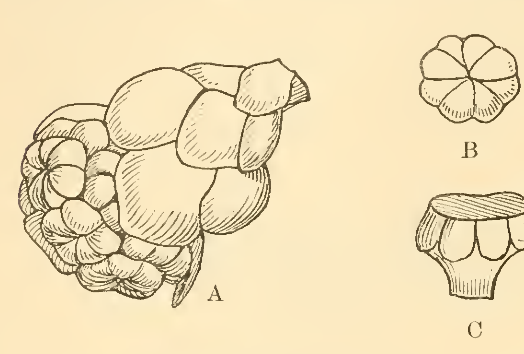


Fig. 11. *Taxus baccata.*
A männlicher Blütenspross, B Staubblatt von oben, C dasselbe von der Seite vor dem Aufspringen; 6 : 1. (Orig. K.)

Die männlichen, etwa 5 mm langen Blütensprosse werden im Herbst angelegt; sie endigen mit einer aus 6—15 Staubblättern bestehenden Blüte von gelblicher Farbe, welcher mehrere trockene, braungelbe Schuppenblätter vorausgehen. Diese sind durch ihren Bau und ihre Gestalt, durch die sie sich von den Schuppen der vegetativen Knospen unterscheiden, besonders dazu angepasst, den Blüten im Knospenzustand als schützende Hülle zu dienen (55). Die entwickelte Blüte (Fig. 11 A) zeigt die Form eines kugeligen Kopfes von ca. 4 mm Durchmesser und ist, wahrscheinlich infolge von einseitigem Lichteinfall, abwärts geneigt und hierdurch in eine für den späteren Ausfall des Pollens günstige Lage gebracht. Die Staubblätter haben die Gestalt eines gestielten Schildchens (Fig. 11 B und C), tragen an dessen Unterseite je 5—9 mit dem Stielchen und miteinander verwachsene Pollensäcke und schliessen vor dem Aufspringen mit ihren äusseren Endflächen dicht aneinander, wodurch die Pollensäcke in der Knospe ebenfalls geschützt werden. Bei der Reife öffnen sich die Pollensäcke von unten her durch einen eigenartigen Mechanismus, den man mit dem Aufspannen eines Schirmes vergleichen kann (Fig. 12). Auf der vertieften Mitte des Staubblatt-Schildes befindet sich nämlich eine anatomisch abweichend gebaute Gelenkstelle, welche eine Aufwärtsbewegung ermöglicht; beim Austrocknen reissen die Aussenwände der Pollensäcke an ihrer Basis auf und schlagen sich unter bedeutender Schrumpfung (Fig. 13) nach der Aussenseite der Blüte um, wobei der Pollen infolge der

Stellung der Staubblätter leicht zwischen diesen herausfallen kann (23). Dies geschieht jedoch nur bei trockener und besonders bei windiger Witterung, während bei feuchtem Wetter die Pollensäcke sich wieder schliessen, um den noch zurückgebliebenen Pollen vor Nässe zu bewahren (96), gegen welche er sehr empfindlich ist.

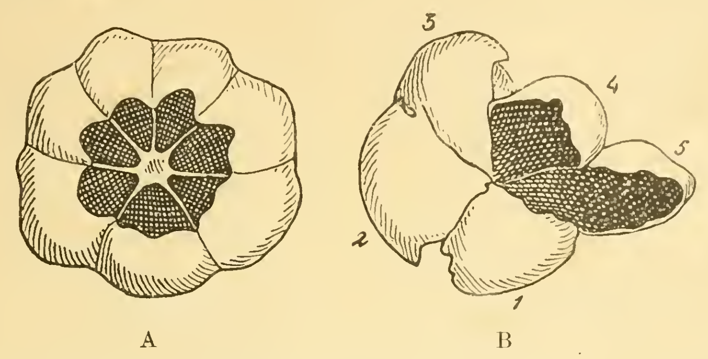


Fig. 12. *Taxus baccata.* Staubblätter während des Aufspringens, von unten gesehen. A beim Beginn der Schirmbewegung, B nach Ausführung derselben; die Pollensäcke 1, 2, 3 sind konkav zurückgeschlagen, 4 und 5 nur aufgerichtet. 16 : 1. (Nach Goebel.)

Wie alle Coniferen, so ist auch *Taxus baccata* in ausgezeichneter Weise windblütig. Der von den sehr zahlreichen männlichen Blüten in grossen Massen hervorgebrachte gelbliche Pollen wird nach dem Ausfallen aus den Antheren vom Winde auf weite Entfernungen mitgeführt, und man kann unter günstigen Umständen von männlichen Bäumen ganze Wolken von Pollen fortfliegen sehen. Die Pollenkörner (Fig. 14) haben eine unregelmässige, geschrumpfte, tetraedrische Gestalt, weisslichgelbe Farbe und einen Durchmesser von 0,025 bis

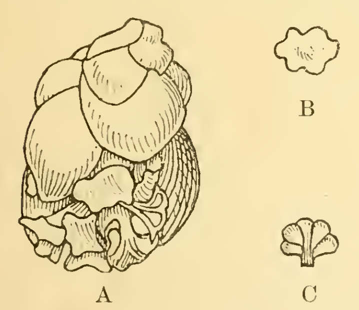


Fig. 13. *Taxus baccata.* A männlicher Blütenspross, B Staubblatt von oben, C dasselbe von der Seite; nach dem Aufspringen verschrumpft. 6 : 1. (Orig. K.)

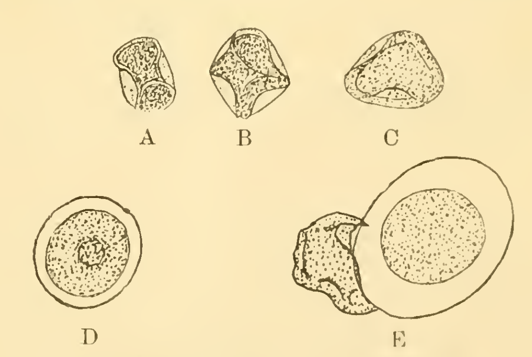


Fig. 14. *Taxus baccata.* Pollenkörner. A—C frisch und ungequollen, D in Glyzerin gequollen, E [in Wasser gequollen mit abgeworfener Exine. 575 : 1. (Orig. K.

0,030 mm, sie enthalten reichlich Stärke, ihre keimporenlose Exine ist mit kleinen Wärzchen dicht besetzt; die Intine ist sehr stark quellbar, sodass die Pollenkörner, wenn sie benetzt werden, in der Regel die Exine sprengen und abwerfen. An blühenden männlichen Pflanzen sah ich mehrere Male zahlreiche Honigbienen damit beschäftigt, den Pollen einzusammeln.

Die weiblichen Blüten werden ebenfalls im Herbst als Kurztriebe in den Blattachseln jüngerer Zweige angelegt und entwickeln sich im Frühjahr an der Spitze dieser Sprösschen, welche im Knospenzustande den Laubknospen ähnlich

sehen und in einer geringeren Anzahl als die männlichen Blüten an der Unterseite der Triebe zum Vorschein kommen. Der Blütenspross bildet zunächst ausser 2 quergestellten kleinen Vorblättern eine Reihe spiralig angeordneter bräunlicher Hochblattschuppen aus; in der Achsel einer bestimmten Schuppe, etwa der 8. oder der 13., erscheint die Anlage eines Seitensprosses, die den Vegetationskegel des Hauptsprosses zur Seite drängt und oberhalb von 3 rechtwinklig sich kreuzenden Paaren von weisslichen Hochblattschuppen an der Spitze eine einzelne aufrechte Samenanlage als nackte weibliche Blüte ausgliedert (73). Nach anderer Auffassung sind jedoch die Samenanlage nebst ihren 3 Hochblattpaaren und das kleine zur Seite gedrängte Knöspchen zwei einander gleichwertige Sprosse, die je mit einem Paar transversaler Erstlingsblätter einsetzen (68). Es sind daher auch Doppelblüten an den weiblichen Blütensprossen der Eibe nach Penzig eine häufige Erscheinung. Die ungemein primitive weibliche Blüte (Fig. 15) ist in natürlicher Lage nach abwärts geneigt, der Durchmesser der geschlechtsreifen grünlichen Samenanlage beträgt nur etwa $1^1/_2$ mm. Ihre Mikropyle ragt frei zwischen den obersten Schuppenblättern heraus und sondert zur Zeit der Empfängnisfähigkeit ein etwa 1 mm im Durchmesser haltendes kugeliges Tröpfchen von klarer wässeriger Flüssigkeit aus, welches dazu dient, den von den Luftströmungen herbeigeführten Pollen festzuhalten. Bereits Vaucher (**187**) hat dieses Tröpfchen beobachtet und gibt an, dass es die Pollenkörner der männlichen Blüten aufsauge; später haben Strasburger (73) und Delpino (**32**) gleichzeitig und unabhängig von einander dieselbe Beobachtung wieder gemacht. „Bei näherer Untersuchung", sagt ersterer, „zeigte sich jeder Tropfen dicht mit Pollenkörnern erfüllt. Allmählich verdunsteten die Tropfen; sie zogen sich in die Mikropyle wieder langsam zurück. Gegen Abend war von den Tropfen meist nichts mehr zu erblicken, die Pollenkörner dagegen konnte man nun im Innern der Samenknospe wiederfinden; sie waren hier bis auf den Nucellus gelangt, an dessen Spitze das Gewebe sich zu gleicher Zeit aufgelockert, ja zum Teil desorganisiert hatte, sodass die Pollenkörner leicht ihre Schläuche in dasselbe treiben konnten." Während Delpino anfänglich dieselbe Auffassung geäussert hatte, gab er später [1]) eine andere Darstellung, wonach die in den Flüssigkeitstropfen geratenen Pollenkörner wegen ihres geringen spezifischen Gewichtes in die Höhe stiegen und dadurch ins Innere der Mikropyle einträten, was die abwärts geneigte Stellung der Samenanlagen erklären würde. Daran, dass die Tröpfchen an der Mikropyle wieder eingesogen werden, ist nicht zu zweifeln; ich beobachtete wiederholt, dass dies schon nach kurzer Zeit geschah, und Schumann hat (68) nachgewiesen, dass das Einsaugen durch die Druckdifferenz zwischen der Aussenluft und der in der Samenanlage befindlichen Binnenluft infolge von Temperaturerniedrigung, also unter natürlichen Bedingungen vorzugsweise gegen Abend oder zur Nachtzeit, eintritt. Hinsichtlich der chemischen Beschaffenheit des Flüssigkeitströpfchens liess sich feststellen (21), dass es schwach sauer reagiert, wahrscheinlich eine Art Gummi und eine stark reduzierende Substanz aldehydartiger Natur enthält.

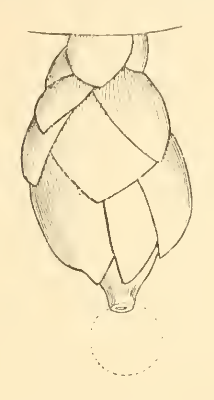


Fig. 15. *Taxus baccata.* Weiblicher Blütenspross im empfängnisfähigen Zustand mit dem Befruchtungstropfen auf der Mikropyle. 15 : 1. (Orig. K.)

Nach Eintritt der Befruchtung erhebt sich gegen Mitte Mai von der Basis des Integumentes her ein wallartiger Ring, welcher schon zur Zeit der Anthese

[1]) Delpino, F. Note ed osservazioni botaniche. Decuria seconda. Malpighia IV. 1890.

angelegt war und nun heranwachsend den aus der Samenanlage sich bildenden Samen von unten her als Samenmantel zu überwachsen beginnt und am halbreifen Samen ihn napfartig etwa zur Hälfte umgibt (Fig. 16). Der im Süden des Gebietes etwa im August bis September, im Norden im Oktober bis Anfang November reife Same ist von eiförmiger Gestalt und wird von einer schwarzbraunen, verholzten, aus dem Integument hervorgegangenen Samenschale überzogen; er ist dann von dem oben offenen, scharlachroten, zart bläulich bereiften Samenmantel zum grössten Teil umschlossen, sodass er den Eindruck einer beerenartigen Frucht macht (Fig. 17). Der Samenmantel besteht aus einem sehr saftigen, etwas schleimigen, süss schmeckenden und essbaren Gewebe. Eine Form mit goldgelbem Samenmantel, die in Irland wild wachsend beobachtet wurde, findet sich im Gebiet nur in Gärten angepflanzt. Der Same enthält ein reichliches ölhaltiges Nährgewebe, welches den farblosen, axilen, geraden, zylindrischen, mit dem Wurzelende der Mikropyle zugewendeten und mit 2 Kotyledonen versehenen Embryo umschliesst und schützt, ausserdem aber auch das in den Vegetationsorganen auftretende giftige Toxin, in geringerer Menge als die Blätter.

Der Samenansatz pflegt alljährlich reichlich zu sein; die reifen Samen hängen nach abwärts und fallen im Herbst zum grössten Teil von selbst vom Ende des Sprösschens ab, an dem die vergrösserten Schuppenblätter noch eine Zeit lang

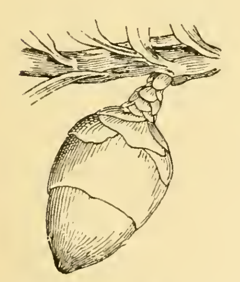


Fig. 16. *Taxus baccata.* Unreifer Same mit heranwachsendem Samenmantel. 3:1. (Orig. K.)



Fig. 17. *Taxus baccata.* Reifer Same nach Entfernung der vorderen Hälfte des Samenmantels. 1:1. (Orig. K.)



Fig. 18. *Taxus baccata.* Ein tauber, ohne Bestäubung entstandener Same. 2:1. (Orig. K.)

napfartig stehen bleiben; ihre Verbreitung erfolgt endozoisch durch Drosseln, Amseln und auch Motacilla-Arten, welche von der mit dem dunkelgrünen Laube wirkungsvoll kontrastierenden scharlachroten Fleischhülle angelockt, die Samen verschlingen, den fleischigen Samenmantel verdauen, die von der holzigen Samenschale geschützten Samen aber im unverdauten und keimfähigen Zustande wieder absetzen (K). Andere Vögel, wahrscheinlich Meisen, kleben, wie ich im Hohenheimer botanischen Garten bemerkte, die Samen in die Ritzen von Baumrinden und fressen den Samenkern aus, auch von verschiedenen Nagetieren wird den Samen so nachgestellt, dass trotz der reichlichen Samenbildung an den Standorten meist nur wenige junge Pflanzen zur Entwickelung gelangen (18). Die vollständigen Samen sinken im Wasser unter, wogegen sie ohne Samenmantel sich schwimmend erhalten. Zur Überstehung der Ruheperiode sind sie dadurch befähigt, dass sie selbst in vom Wasser durchtränkten Zustande mehrere Monate unverändert und ohne zu faulen verharren können (**148**); im 1. Jahre nach der Reife keimen sie fast gar nicht, im 2. Jahre keimen die meisten, im 3. Jahre nur noch wenige; trocken aufbewahrte Samen beginnen die Keimung noch später und behalten die Keimfähigkeit länger.

Die Eibe besitzt ein Fruchtungsvermögen, das bisher noch nicht bemerkt zu sein scheint, sich aber an einem in der Nähe von Sigmaringen, zwischen Bingen und Billafingen, ganz isoliert stehenden weiblichen Baume alljährlich beobachten lässt. Ein kleiner Teil der Samenanlagen dieses Baumes wächst ohne Bestäubung zu tauben Samen heran, welche keinen Samenmantel besitzen, die Gestalt einer vergrösserten Samenanlage zeigen (Fig. 18), 4—5 mm lang, 5 mm dick, und mit einer festen braunen Samenschale versehen sind, aber inwendig nur einige hautartig zusammengetrocknete Gewebereste aufweisen; andere entwickeln einen Samenmantel und enthalten ein Nährgewebe, bisweilen sogar einen verkümmerten Embryo (K).

2. Familie. **Pinaceae.**

2. Gattung. **Abies Mill.**

2. Abies alba Mill., Weisstanne. (Bearbeitet von Kirchner.)

Die Weisstanne gehört an ihren meisten Standorten zu unsern symbiotrophen Waldbäumen, da in der Regel ihre Saugwurzeln nur zu einem Teil lange fadenförmige Wurzelhaare zur direkten Aufnahme unorganischer Nährstoffe ausbilden, zum andern Teil aber zu Mykorrhizen umgestaltet sind. Der Baum ist in bezug auf Boden und Lage anspruchsvoll; er verlangt einen mehr tiefgründigen und humusreichen Boden als die Fichte, gemässigte Temperatur und einen ziemlich hohen Feuchtigkeitsgrad der Atmosphäre (**224**), obwohl er (32, 33) die geringste Transpirationsgrösse (in 1 Jahr auf 100 g Blatt-Trockensubstanz 7754 g Wasser) unter den miteinander verglichenen Nadelhölzern aufweist; damit steht im Einklange, dass der Wassergehalt frischer Weisstannenblätter (mit 57,52 % Wasser) der niedrigste unter den untersuchten Nadelhölzern ist (18). Das Temperatur-Optimum für die Atmung der beblätterten Zweige liegt nach Detmer[1]) bei 35°, das Maximum bei 45° C. Hinsichtlich des Wärmebedürfnisses lässt sich angeben, dass einerseits eine mittlere Wintertemperatur von — 4 bis — 6° C, eine mittlere Januartemperatur von — 4,5 bis — 6,5° C, eine mittlere Jahreswärme von + 5°, eine mittlere Temperatur des wärmsten Sommermonates von 15° und endlich ein Winterminimum von — 27° die untere Grenze, andererseits eine Mitteltemperatur des heissesten Monats von 20° und ein Maximum von 39° die obere Grenze für ein normales Gedeihen der Tanne darstellt. In weniger warmen Gegenden, namentlich wo die Mitteltemperatur des Januar oft unter — 5° C sinkt und Minima unter — 27° häufig vorkommen, erhält sie sich nur noch unter dem Schutze anderer Bäume, so besonders der Fichte und Buche (**224**). Gegen Temperaturwechsel ist sie sehr empfindlich und verliert in unserem Klima infolge von Spätfrösten häufig ihre Maitriebe.

Sie beansprucht einen frischen Boden; eine zu grosse Trockenheit der Luft und des Bodens, aber auch sumpfige Unterlage, sind ihrem Gedeihen hinderlich. Ohne gerade von der geognostischen Unterlage abhängig zu sein, kommt sie doch am besten auf einem an Silikaten reichen Lehmboden fort. Dass die Tanne dem Boden reichliche Nährstoffe entnimmt, ergibt sich aus dem Umstande, dass sie abgesehen von einem sehr geringen Kieselsäuregehalt an fast allen Mineralstoffen, sowohl im Holz wie in den Nadeln, reicher ist als die Fichte, und insbesondere an Kali und Phosphorsäure dem Waldboden grössere Mengen entzieht als diese. Nach den Berechnungen von Schröder und Weber werden durch die Holzernte im Tannenhochwaldbetrieb dem Boden pro Jahr und Hektar durchschnitt-

[1]) Ber. d. Deutschen Bot. Ges. Bd. 10. 1892. S. 536 f.

lich 39,4 kg mineralische Nährstoffe, darunter 10 kg Kali, 4,7 kg Kalk und 3,08 kg Phosphorsäure entnommen. Durch 1 Festmeter Tannenholz wird dem Boden nahezu 3mal mehr Kali entzogen als durch die gleiche Quantität Fichtenholz. Hinsichtlich ihres Kali- und Phosphorsäurebedarfes nähert sich die Tanne der Rotbuche, erfordert dagegen sehr wenig Kalk. Sie liebt deshalb lehmhaltige oder kalkarme Böden (18).

Wo der Tanne Klima und Boden zusagen, wie z. B. auf Buntsandstein im württembergischen Schwarzwald, weist sie die Kiefer zurück und verdrängt ohne menschliches Zutun die Buche, gegen welche sie auf Urgebirgsboden geschützt werden muss. Im Schwarzwald bildet sie bei zusagenden Bodenverhältnissen wüchsige Bestände auf ebener Lage, ferner bei geneigter Bodenoberfläche in Nordwest-, Nord-, Nordost-, Ost- und Südostlagen, von den Talsohlen aus steigt sie auch auf die Süd-, Südwest- und Westhänge bestandbildend empor, und zwar um so höher, je enger das Tal ist[1]); in höheren Gebirgslagen, wie im bayerischen Wald und in den bayerischen Alpen bevorzugt sie die Südwest-, Süd- und Südostexpositionen.

Die Verbreitungsgrenze der Weisstanne (224) erstreckt sich von Spanien aus durch Navarra und die mittleren Pyrenäen, zieht sich durch die Auvergne und Bourgogne nach dem Ostabhang der Vogesen und verläuft von hier über Luxemburg, Trier, Bonn durch das südliche Westfalen, dann — nach der neusten kartographischen Darstellung von Drude[2]), welcher die Grenze viel weiter südlich legt, als Willkomm — in der Nähe des 51. Breitegrades sich haltend, über Hersfeld und Eisenach längs des Nordrandes des Thüringer Waldes (im Harz ist die Tanne nicht einheimisch!), von da über Glauchau, Rochlitz, Dresden, Bautzen und Görlitz (mit einer vorgeschobenen Insel bei Spremberg) nach dem südlichsten Zipfel der Provinz Posen; in Polen geht sie längs der Warthe bis Kolo, südlich von Warschau nach dem nördlichen Galizien, der Bukowina und den südöstlichen Karpaten; bei Orsowa überschreitet sie die Donau, zieht sich nördlich durch die Balkanhalbinsel und schliesst den nordwestlichen Teil Kleinasiens ein, um sich nach Westen durch Nordgriechenland zu wenden, trifft die Apenninen in Unteritalien und erreicht auf den Nebroden und dem Madonia-Gebirge auf Sizilien ungefähr unter 37° 45′ ihre südlichsten Punkte; weiter schliesst die Grenze Corsica ein und geht durch die Gebirge Cataloniens und Aragoniens nach Navarra zurück. Im grössten Teile ihres Verbreitungsgebietes findet sich die Tanne nur in den Gebirgen innerhalb eines Gürtels von verschiedener Höhenlage und Ausdehnung, „wie die Rottanne ein Baum der nordischen Flächen, so ist die Weisstanne ein Gebirgsbaum des Südens“ (19); sie findet sich z. B. in den Pyrenäen zwischen 1360 und 1950 m, in den Apenninen zwischen 800 und 1800 m, in den siebenbürgischen Karpaten zwischen 1200 und 1800 m, in der Tatra und im Böhmerwald nur bis 1100 m Wälder bildend; in der Schweiz steigt sie bis 1600 m, vereinzelt bis 1800 m, so im Bergell nach Geiger, im Schwarzwald und Jura bis 1300 m, im Riesengebirge bis 1200 m in die Höhe, im Norden ihres Gebietes wächst sie auch in der Ebene. In den Alpen tritt sie, einzeln auf Alpentriften stehend, als „Wettertanne“ auf, durch auffallend zahlreiche und starke Äste erster Ordnung und öfters mehrfache Bildung senkrecht aus den Seitenästen hervorwachsender sekundärer Gipfeltriebe sich auszeichnend. Krüppelformen bildet sie kaum: in stolzer Stammform schreitet sie bis an die Grenzmarken ihres Gebietes (19). Die grössten geschlossenen reinen Bestände bildet die Tanne in den Pyrenäen, in Südost-Frankreich, im Jura, in den Vogesen und im Schwarzwald, sonst kommt sie nur in kleineren Beständen horstweise oder eingesprengt, vorwiegend mit Buche und Fichte gemischt, vor. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Tanne vielfach

---

[1]) v. Uexküll-Gyllenband in Monatsschr. f. Forst- u. Jagdwesen. 1877. S. 15—24

[2]) Drude, O. Der hercynische Florenbezirk. Leipzig 1902.

aus ihrem ursprünglichen Herrschaftsgebiet durch forstliche Eingriffe, besonders durch den Kahlschlagbetrieb, verdrängt wurde. Für die nördliche Schweiz hat das neuerdings Arn. Engler[1]) nachzuweisen versucht; er bezeichnet das nordschweizerische Hügelland, die Vorberge und die tieferen und mittleren Lagen des Jura als das „Weisstannen- und Laubholzgebiet". Dass hier ehemals Weisstanne und Laubholz, und nicht die Fichte geherrscht haben, schliesst er u. a. aus dem im ganzen spärlichen natürlichen Fichtenanfluge und aus dem Fehlen des Fichtenholzes unter den Pfählen der Pfahlbaustationen Robenhausen und Greifensee. — Andererseits ist die Tanne vielfach nördlich von ihrer natürlichen Grenze (Rheinland, Westfalen, Harz u. s. w.) angepflanzt worden.

Als Waldgräser und Kräuter, welche im Jura den Weisstannengürtel begleiten, nennt Christ (19) *Elymus europaeus*, *Poa hybrida*, *Calamagrostis silvatica*, *Ranunculus lanuginosus*, *Libanotis montana*, *Laserpitium latifolium*, im Süden *Luzula flavescens*, *Calamagrostis Halleriana*, *C. tenella*, *C. neglecta*, *Lunaria rediviva*, *Campanula latifolia*, *Listera cordata*, *Epipogon Gmelini*, *Coralliorrhiza innata*, *Epipactis microphylla*, *Aspidium montanum*, *Carex tenuis*. Die Begleitpflanzen des (aus Fichten und Tannen bestehenden) Tannenwaldes in den Alpen sind nach Christ: *Dentaria digitata*, *Rosa alpina* var. *abietina*, *Streptopus amplexifolius*, *Saxifraga rotundifolia*, *Homogyne alpina*, *Luzula flavescens*, *Gentiana asclepiadea*, *Galium rotundifolium*, *Ribes petraeum*, *Tozzia alpina*, *Phyteuma Halleri*, *Senecio nemorensis*, *Adenostyles alpina* — diese auch in dem Sinne Tannenbegleiter, dass ihre Verbreitung sich ungefähr mit derjenigen der Tanne deckt, wie Höck[2]) feststellte, der dieser Liste noch *Cytisus nigricans*, *Aruncus silvester* und *Prenanthes pupurea* hinzufügt; ferner *Mulgedium alpinum*, *Lunaria rediviva*, *Polygonatum verticillatum*, *Goodyera repens*, *Epipogon Gmelini*, *Coralliorrhiza innata*, *Listera cordata*, *Ranunculus lanuginosus*, *Petasites albus*, *Luzula nivea*, *Achillea macrophylla*, *Aconitum paniculatum*. Der westlichen Tannenzone der Schweiz gehören *Campanula latifolia*, *Pulmonaria montana*, *Vicia tenuifolia*, *Mulgedium Plumieri*, *Aposeris foetida*, *Rosa montana* an, im Osten ist *Dentaria polyphylla* eine eigenartig verbreitete Waldpflanze der Coniferenregion.

Die Keimfähigkeit der Weisstannen-Samen ist gewöhnlich niedrig; solche von Bäumen tieferer Lagen liefern durchschnittlich einen bedeutend höheren Prozentsatz von Keimlingen, als solche aus höheren Lagen, wogegen die letzteren bei gleicher Temperatur einen schnelleren Verlauf der Keimung zeigen (36); durchschnittlich brauchen die Samen bei einer Temperatur von 6.3° C 23 Tage zum Beginn der Keimung. Bei derselben streckt sich gleichzeitig mit dem Eindringen der Keimwurzel in den Boden, an dessen Partikeln sich die Wurzel durch ihre in schleimigen Streifen sich ablösenden Epidermisschichten befestigt (**101**), auch das Hypokotyl, zieht hierdurch die im Nährgewebe steckenden 4—8, meistens 5 Kotyledonen allmählich aus der Samenschale heraus und streckt sich hierauf gerade, sodass nun auf seiner Spitze ein Wirtel der den späteren Laubblättern ähnlichen Kotyledonen steht, welcher die kleine Endknospe umgibt. Bei günstiger Temperatur erscheint die Keimpflanze 3—4 Wochen nach der Aussaat über dem Boden. Auch wenn die Keimung bei vollständigem Lichtabschluss erfolgt, so ergrünen Kotyledonen und Hypokotyl, die schon im ruhenden Samen Chlorophyll enthalten (6). Einseitige Beleuchtung übt auf das Wachstum der Kotyledonen insofern einen Einfluss aus, als dadurch eine sichelförmige Krümmung derselben

---

[1]) Engler, Arnold. Wirtschaftsprinzipien für die natürliche Verjüngung der Waldungen, mit besonderer Berücksichtigung der verschiedenen Standortsverhältnisse in der Schweiz. Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen. 51. Jahrg. 1900. S. 264—274 u. 300—310.

[2]) Höck, F. Über Tannenbegleiter. Österr. bot. Zeitschr. Bd. 45. 1895. S. 201 u. 260.

hervorgerufen wird.[1]) Die Kotyledonen haben eine mittlere Länge von 23 mm, sind von linealer Gestalt (Fig. 19), ganzrandig, am Ende stumpf, unterseits flach, oberseits in der Mitte mit einer schwachen Längskante versehen; sie tragen sämtliche Spaltöffnungen in zwei undeutlichen Längsstreifen auf ihrer Oberseite (Fig. 19 B) und zeigen wegen des weisslichen Wachsüberzuges, welcher die Umgebung der Spaltöffnungen überzieht, in der Jugend eine etwas bläulich-grüne Färbung. Im anatomischen Bau ähneln sie im übrigen den späteren Laubblättern (vergl. Fig. 27), doch sind sie von einer zarteren Struktur: die Epidermiszellen haben weniger stark verdickte Wände, das Hypoderm fehlt ganz, das Palissadengewebe ist einschichtig, das übrige Parenchym in der mittleren Partie chlorophyllarm, und die Blattmitte ist der Länge nach nur von einem Gefässbündel durchzogen. In Übereinstimmung mit diesem Bau fällt den Kotyledonen an der Keimpflanze anfänglich allein und in der späteren Weiterentwickelung immer noch zu einem erheblichen Teile die Assimilation zu, denn im ersten Vegetationsjahre bildet die Pflanze nur noch einen meistens ebenfalls 5gliederigen Wirtel von Primordialblättern, welche an einem gestauchten Internodium unmittelbar über den Kotyledonen stehen und mit ihnen abwechseln (Fig. 19 A). Sie sind von geringer Länge und elliptischem Querschnitt, am Ende spitz oder stumpf, aber nicht ausgerandet, tragen wie die definitiven Schattenblätter alle Spaltöffnungen an der Unterseite, besitzen aber, wie die Kotyledonen, nur ein zentrales Gefässbündel, an dem sich zu beiden Seiten des Holzteiles wenige Sklerenchymfasern ausbilden, und ihr Hypoderm besteht aus wenig zahlreichen Strängen (13).

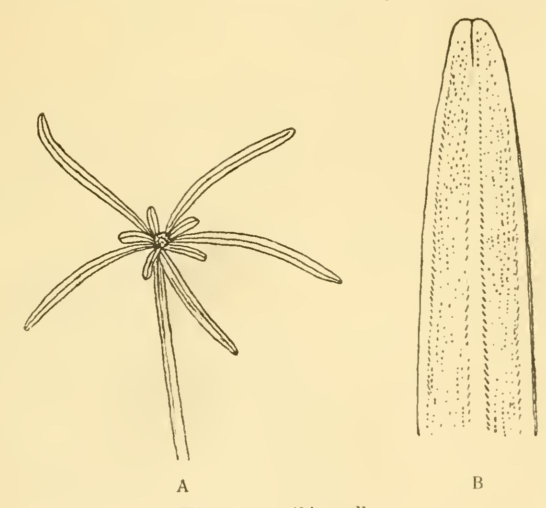


Fig. 19. *Abies alba.*
A Keimpflanze mit Kotyledonen und Primordialblättern. 1 : 1.
B Ende eines Kotyledon von der Oberseite, mit Spaltöffnungen. 10 : 1.
(Orig. K.)

Im zweiten Jahre verlängert sich die einfache Endknospe des Keimlinges zu einem Spross, welcher mit spiralig angeordneten, an der Spitze ausgerandeten, allmählich in die normalen Nadeln übergehenden Laubblättern besetzt ist. Neben der diesen Spross abschliessenden Endknospe wird im 2. (oder auch erst im 3.) Jahre eine seitliche Langtriebknospe angelegt (**150**). Die Endknospen dieser jungen Pflanzen zeigen (bei Freiburg i. B.) nach Busse (9) schon Ende Februar in ihrem Innern eine Streckung des Vegetationskegels und der Blattanlagen, und bereits vor Ende März werden die grünen Spitzen der Blätter an der gelockerten Schuppenhülle der Knospenspitze sichtbar. Die Keimpflanze entwickelt sich sehr gut im Schatten des Waldes, besonders in der für die Weisstannen- (und Fichten-) Bestände charakteristischen üppigen Moosdecke, sofern sie nicht aus zu hohen Moosen, wie *Sphagnum*- und *Polytrichum*-Arten besteht. Doch geht die Pflanze im 2. oder 3. Lebensjahr in zu tiefem Schatten zu Grunde und gedeiht deswegen besonders gut an Böschungen, in nicht allzu dichtem Grase, unter Himbeeren, Brombeeren, *Epilobium*, *Sarothamnus* oder Farnen. Hat sich die junge Pflanze

[1]) Wiesner, J. Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. II. 1880. S. 48.

erst verzweigt, so erträgt sie wieder einen sehr schattigen Standort (150). In den ersten Jahren ist ihre Höhenzunahme gering, und erst vom 6. bis 8. Jahre an stellt sich ein stärkeres Wachstum ein; gegen das 10. Jahr beginnen die regelmässigen Zweigwirtel sich auszubilden und damit tritt die charakteristische Erscheinung des Baumes ins Leben. Wie sich in diesem jugendlichen Alter die Höhenzunahme der Tanne gestaltet, darüber liegen Untersuchungen von Flury[1]) vor, die nach Messungen an 220 Exemplaren folgende Zahlen ergaben:

Alter	Höhe in cm	Zuwachs in cm
1 Jahr	4	—
2 "	7	3
3 "	9	2
4 "	14	5
5 "	19	5
6 "	30	11
7 "	36	6
8 "	42	6
9 "	70	28

Die in den Boden eingedrungene Hauptwurzel des Keimlinges entwickelt sich später in der Regel zu einer oft über meterlangen Pfahlwurzel, welche ziemlich tief eindringende Seitenwurzeln treibt, wo aber der Boden dem Wachstum der Hauptwurzel ungünstig ist, geht sie allmählich zu Grunde. Im ganzen ist die Bewurzelung der Tanne schwächer als bei der Fichte und Kiefer: nach den Untersuchungen von Nobbe (57) mass an 6 Monate alten Keimpflanzen die Gesamtlänge aller Wurzelfasern bei der Tanne ca. 1 m, bei der Fichte 2 m, bei der Kiefer 12 m, während die Oberfläche derselben Wurzeln bei der Tanne 2452 qmm, bei der Fichte dagegen 4153 und bei der Kiefer 20513 qmm betrug. Im Zusammenhange mit der durch diese geringere Wurzelentwickelung mehr erschwerten Wasser- und Nährstoffaufnahme dürfte es stehen, dass die traubig verzweigten Saugwurzeln (Kurzwurzeln) der Tanne besonders häufig zu Mykorrhizen umgebildet sind. Sie haben die gewöhnliche korallenähnliche Verzweigung (Fig. 20, A, B), stehen häufig dicht beisammen und gehören zu den bei den Pinaceen typisch vorkommenden ektotrophen Mykorrhizen: jede ist an ihrer Aussenseite einschliesslich der Wurzelspitze mit einem dichten und verhältnismässig dicken Mantel von Pilzhyphen eingeschlossen (Fig. 20, B, C), deren innerste Fäden sich intercellular in dem Aussengewebe der Wurzel verbreiten. Schon an 1—2jährigen Keimlingen, die ihre Wurzeln an verrotteten Baumstümpfen oder im humusreichen Waldboden ausgebreitet haben, findet man oft sämtliche Seitenwurzeln verpilzt, auf humusarmem Substrat kommen dagegen bei gleichalterigen Pflanzen die Mykorrhizen weniger allgemein vor (181). Indessen hat Engler an ca. 400 zwei- bis sechsjährigen Tannen auf dem Adlisberg bei Zürich auf frischem, etwas bindigem, kalkhaltigem, fruchtbarem Lehm von geringem Humusgehalt niemals Wurzelhaare gefunden, während bei allen andern untersuchten Nadelhölzern solche vorhanden waren (19). Hinsichtlich der Periodizität der Wurzelbildung bemerkt Wieler (82), dass der Übergang in den winterlichen Zustand erst spät zu erfolgen scheint, während das Austreiben der Wurzelspitzen zeitig im Frühjahr beginnt; im August und September tritt, wie bei den übrigen darauf untersuchten Nadelhölzern, ein spätsommerlicher Stillstand in der Entwickelung der Wurzeln ein, um nachher von einer neuen Bildungsperiode abgelöst zu werden (19).

An den hinreichend erstarkten Tannen fällt schon in ihrer Jugend der ungemein regelmässige Aufbau des Sprossensystems auf, welcher bis

---

[1]) Mitteil. d. schweiz. Centralanst. f. d. forstl. Versuchsw. Bd. 4. 1895. S. 198.

ins hohe Alter die Architektonik des monokormischen Baumes bestimmt. Die straff senkrecht in die Höhe strebende Hauptachse ist von kräftiger, die Seiten-

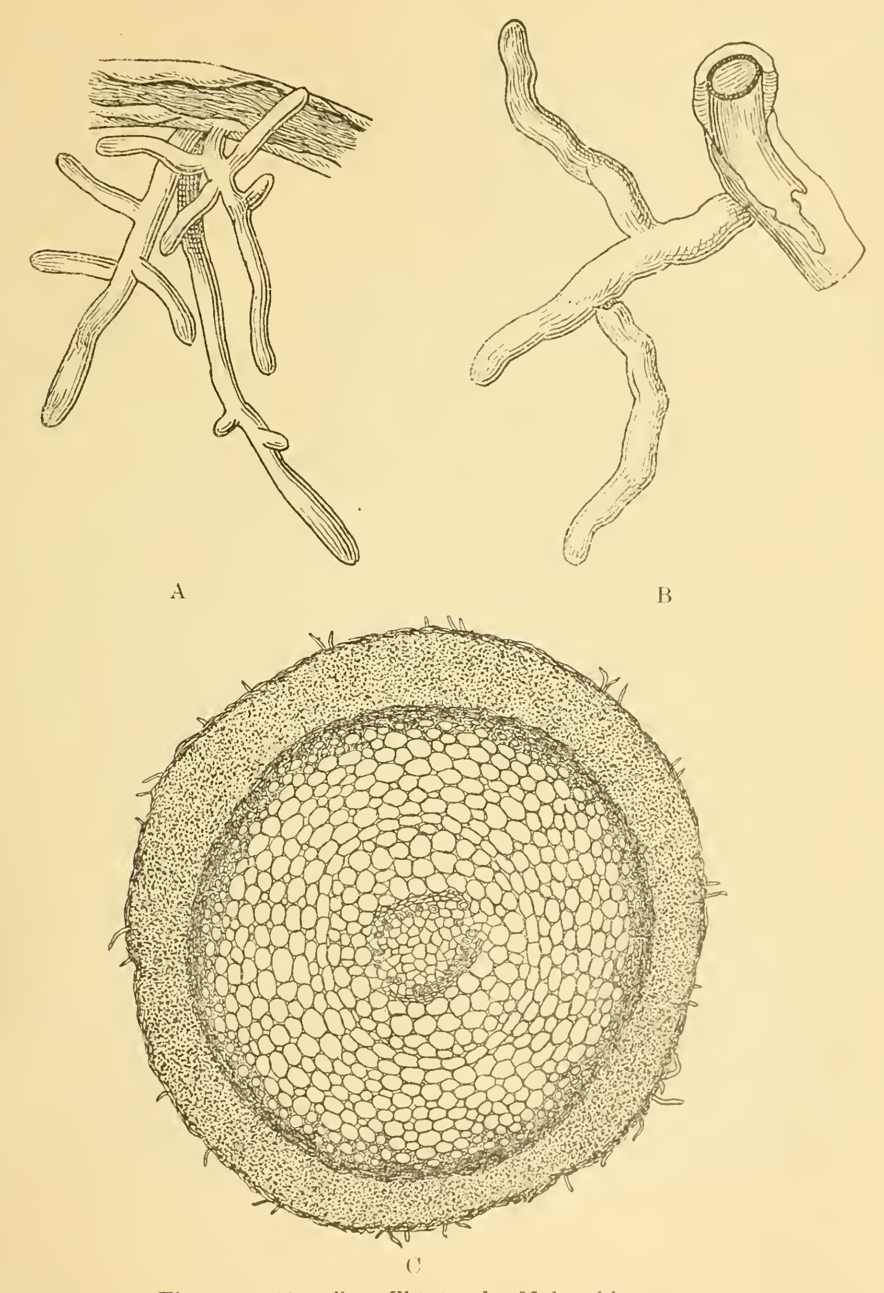


Fig. 20. *Abies alba.* Ektotrophe Mykorrhizen.
A verpilzte junge Saugwurzeln, 6 : 1. B desgleichen, die äussere Pilzschicht teilweise entfernt, 10 : 1. C Querschnitt mit der äusseren Pilzhülle, 80 : 1. (Orig. K., Wildbad, auf Buntsandstein).

achsen überwiegender Entwickelung, ihre Jahrestriebe schliessen mit einer Stamm-Endknospe und einem sie umgebenden Wirtel von 2—5 (selten 7), meistens

3 oder 4 Seitenknospen ab, von denen die erstere im folgenden Jahre die Verlängerung des Haupttriebes bewirkt, während von den Seitenknospen die wirtelförmig angeordneten, unter einander sehr gleichmässig ausgebildeten Seitentriebe 1. Ordnung ihren Ursprung nehmen. Diese Langtriebe endigen mit einer Gipfelknospe und 2 (selten 3) Seitenknospen; ausserdem findet an ihnen eine Knospenbildung in den Blattachseln der flankenständigen Blätter, gelegentlich auch der unteren, dem Lichte abgekehrten Längshälfte des Zweiges statt. Unterhalb der Zweigwirtel, am Ende der Hauptachse wie der Seitenzweige, entwickelt sich, in bestimmten Abständen zu einander stehend und niemals Scheinquirle bildend, eine Anzahl der in den Blattachseln des vorjährigen Triebes angelegten Seitenknospen zu Kleinzweigen (Brachyblasten), welche auffallend schmächtiger sind als die Langtriebe; von allen in derselben Vegetationsperiode ausgebildeten Sprossen sind stets die untersten Zweige am kürzesten, während sie nach oben hin fortschreitend an Länge zunehmen. Die Kleinzweig-Knospen werden in den Achseln einiger Blätter ihrer Mutterachse angelegt und entwickeln sich je nach der Belichtung in der nächsten Vegetationsperiode zu Langtrieben, die sich später weiter verzweigen können. Unter normalen Standorts- und Belichtungsverhältnissen schwankt die Zahl der austreibenden Kleinzweige und die Abstufung in deren Länge an einem und demselben Sprosssystem bei verschiedenen Pflanzen nur innerhalb enger Grenzen; stark beschattete Exemplare zeigen weniger ausgetriebene Kleinzweige als der Sonne exponierte Bäume. Dadurch, dass die Zweige höherer Ordnung vorzugsweise den Flanken der Seitensprosse entspringen, kommen die flachen Verzweigungssysteme zu stande. Kleinzweige können in Langtriebe, diese in Hauptachsen übergeführt werden, wenn ihre veränderte Funktion dem Baume von Nutzen ist, und mit der Funktion ändert sich gleichzeitig ihr morphologischer Charakter; so findet in jeder Vegetationsperiode ein Übergang zahlreicher Kleinzweige in Langtriebe statt. End- und Quirlknospen von Langtrieben, wie auch Kleinzweigknospen können viele Jahre lang als schlafende Augen im Knospenzustand verharren, bis sie durch äussere Einwirkungen zum Austreiben veranlasst werden. So ist bei aller Regelmässigkeit in der Anlage der Sprosse Anlass zu grosser Freiheit in ihrer späteren Ausgestaltung und damit der individuellen Entwickelung der Bäume gegeben (9). Der Winkel, welchen die Langtriebe an ihrer Basis mit der Hauptachse bilden, beträgt 67—80.75° und nimmt von unten nach oben am Hauptstamme gleichmässig ab; auch in ihrem weiteren Verlaufe behalten die Hauptäste diese Richtung ungefähr bei, sodass also der Neigungswinkel (d. h. der obere Winkel, den das etwas abwärts gewandte längere Zweigstück mit der Hauptachse bildet) mit 65—84° und der geotropische Winkel (d. h. der Winkel, welchen das vordere Zweigende mit der Senkrechten bildet) mit 60—80° nicht merklich vom Ablaufwinkel abweichen. Die Seitentriebe 2. Ordnung gehen von denen 1. Ordnung unter einem Achsenwinkel von 58—63.5° aus und zeigen einen gegen die Spitze hin zunehmenden Neigungswinkel von 52—60°. Der Achsenwinkel der Zweige 3. mit denen 2. Ordnung beträgt 59—64.75°, ihr Neigungswinkel 56.75—61°, und der Achsenwinkel der Zweige 4. mit denen 3. Ordnung 58—60.5°, ihr Neigungswinkel 58°. Weitere Zweige von höherer als der 4. Ordnung werden erst an alten Ästen gebildet, es besteht, davon abgesehen, alles Wachstum nur in Längen- und Dickenzunahme vorhandener Glieder (7). Auch im Alter behalten die meisten Äste ihre Lage bei; doch zeigen die unteren Äste alter frei stehender Bäume eine starke Abwärtsbiegung, wobei sie sich mit ihren vorderen Enden wieder ungefähr horizontal ausbreiten (K). Im Wipfel alter Stämme richten sich die Seitenäste, welche hier mit einer Endknospe und zwei kräftig entwickelten Seitenknospen abschliessen, mehr auf, und da hier zugleich der Haupttrieb in seinem Wachstum gegen die oberen Astwirtel zurückbleibt, so entsteht hierdurch die



Fig. 21. *Abies alba.*

Weisstanne von St. Cergues, Kant. Waadt; nach dem Schweizerischen Baumalbum. (Links eine Fichte.) Der Baum steht frei auf einer Weide in geschützter, südöstlicher Lage, 115 m üb. M., er wurzelt in gutem kalkhaltigem Boden, dem Portlandskalk als Untergrund dient. Am Boden misst der Stamm 7,10 m im Umfang, bei 1,20 m über dem Boden 6,90 m, die Höhe beträgt 31,5 m. Bei ungefähr 2 m über dem Boden teilt sich der Stamm in 10 Stämme.

charakteristische „storchnestartige" Verbreiterung am Gipfel (224). Der pyramidale Wuchs der Tanne macht später einer fast walzenförmigen Kronenbildung Platz; an den unteren Teilen älterer Stämme, welche häufig nur spärliches Sonnenlicht empfangen, sterben die Hauptzweige ab, oder Zweige und Nadeln sind nur spärlich entwickelt und die Verzweigung hat an Regelmässigkeit eingebüsst; zahlreich sind dünne, aus Kleinzweigknospen hervorgegangene Triebe, die an ihrer Spitze nur eine oder zwei schmächtige Knospen tragen (9). Nach den Untersuchungen von Bühler und Flury[1]) haben die Weisstannenbestände durchweg niedrigere Bestandeshöhen als die Fichtenbestände. Sie stehen auch hinsichtlich der Länge des astreinen Schaftteiles hinter diesen zurück, selbst in 100jährigen Beständen übersteigt die Höhe des astreinen Schaftteiles selten 20 m, während diese Höhe bei der Fichte etwa vom 80. Jahre an erreicht wird. Das Verhältnis von Stamm und Krone erhellt aus folgenden Angaben derselben Autoren:

Alter der untersuchten Bäume	Mittlere Höhe	Durchschn. Länge der Baumkrone	Länge des astfreien Schaftteiles	Anzahl der grünen Astwirtel
41—60 Jahre	13.46 m	5.47 m	7,99 m	12
61—80 „	22.55 „	7,12 „	15,43 „	22
81—100 „	26.71 „	9,65 „	17,06 „	30
über 100 „	28.68 „	11,61 „	17.07 „	27

Die lederigen, immergrünen Blätter aller Arten von Trieben, mit Ausnahme der Kotyledonen und Primordialblätter, stehen in spiraliger Anordnung nach $^{8}/_{21}$-Stellung, aber nur an der Hauptachse fällt diese ohne weiteres in die Augen (Fig. 22), während sie an den im Schatten wachsenden Seitenzweigen scheinbar zweizeilig (pseudodistichisch) ist. Auch hier nämlich sind die Blätter spiralig inseriert, aber dadurch, dass unter Drehung ihrer Basis die oberen Nadeln sich bald nach Entfaltung der Knospe seitwärts hinab, die unteren dagegen seitwärts nach oben biegen, stehen sie nach 2 Seiten kammförmig ausgebreitet (Fig. 23). Ohne Zweifel ist diese „gescheitelte" Stellung als eine Einrichtung zur vollen Ausnützung des spärlichen Sonnenlichtes anzusehen, denn an Zweigen, welche einer stärkeren Belichtung ausgesetzt sind, findet die Beiseitebiegung der Nadeln nur an der Zweigunterseite statt (Fig. 24), und in den Kronen älterer Bäume, in denen die dem Gipfel genäherten Triebe mehr nach aufwärts wachsen und keiner Beschattung ausgesetzt sind, stehen die Nadeln aufwärts gerichtet und ziemlich allseitswendig am Zweige, sodass die hier verhältnismässig kurzen Langtriebe bei der zugleich dichten Stellung der Nadeln fast walzenförmig erscheinen; die an der Oberseite der Zweige stehenden Nadeln wenden dabei ihre Unterseite meist nach rückwärts, im Gegensatz zu den flankenständigen, deren Unterseite sich nach auswärts oder sogar etwas gegen das obere Zweigende kehrt, was durch eine entsprechende, oft recht auffällige Drehung des verschmälerten Blattgrundes bewirkt wird (30).

An den gescheitelten Seitenzweigen, die sich oft auch noch an blühenden männlichen Zweigen der oberen Krone finden, ist eine auffallende Anisophyllie vorhanden, indem die an der Oberseite des Triebes stehenden Nadeln eine bedeutend geringere Länge aufweisen, als die darunter befindlichen, eine Wachstumserscheinung, durch welche eine günstige Assimilationsfläche hergestellt und die Beschattung der unteren Nadeln vermieden wird. Der Längenunterschied zwischen den bauchständigen und den rückenständigen Blättern an demselben Triebe beträgt nicht selten etwa das Doppelte oder sogar noch mehr: es massen z. B. von den 53 Nadeln eines stark dorsiventralen Triebes die 17 am weitesten unten

[1]) Mitteil. d. schweiz. Centralanst. f. d. forstl. Versuchsw. Bd. 2. S. 205.

Figuren-Erklärung.

Fig. 22. *Abies alba.*

Gipfeltrieb einer jungen Pflanze mit allseits-wendigen, fast horizontal stehenden Nadeln. 3 : 5. (Orig.-Phot. K.)

Fig. 23. *Abies alba.*

Schattenzweig aus dem unteren Teil der Krone mit gescheitelten Nadeln. 3 : 5. (Orig.-Phot. K.)

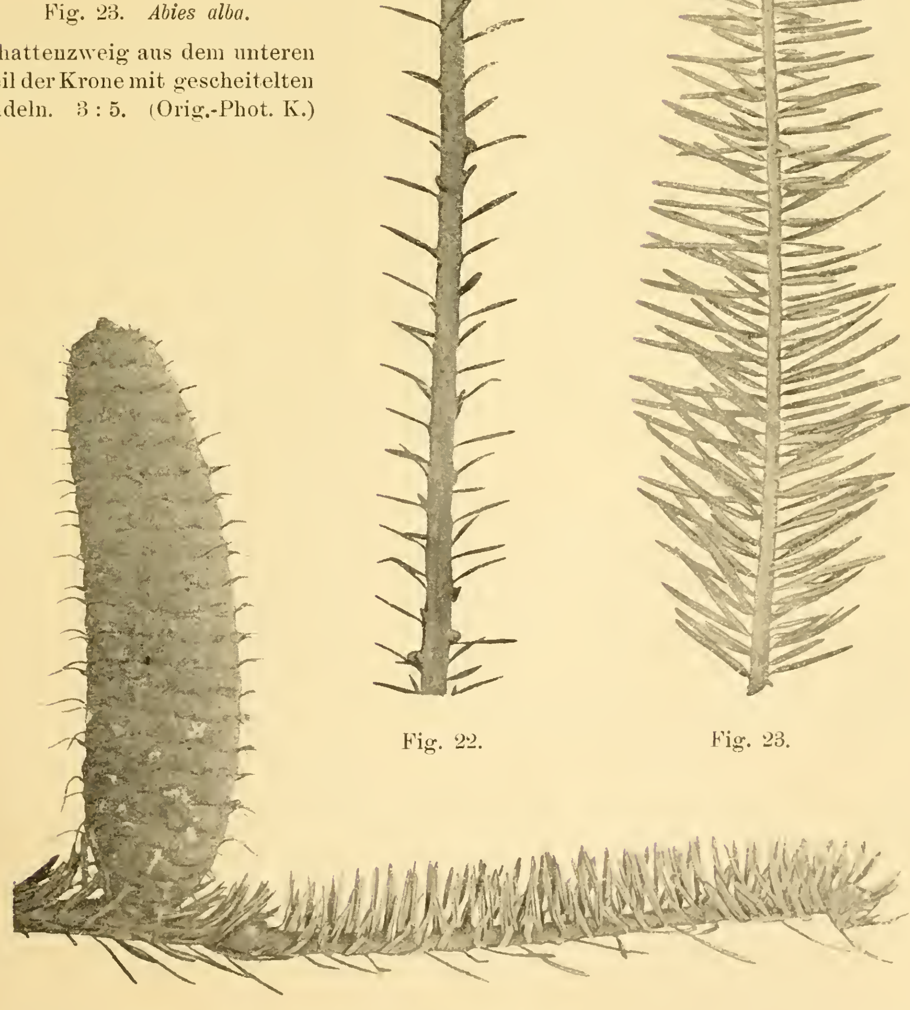


Fig. 22.

Fig. 23.

Fig. 24. *Abies alba.*
Belichteter Zweig aus dem Wipfel mit einem unreifen Zapfen und spitzen, aufwärts gebogenen Nadeln. 1 : 2. (Orig.-Phot. K.)

inserierten 20–26, durchschnittlich 23,8 mm, die 18 an den beiden Flanken stehenden 15,5–21,5, durchschnittlich 18,6 mm, die 18 auf der Oberseite inserierten 12—15,5, durchschnittlich 14 mm. Die Anisophyllie beschränkt sich aber nicht nur auf die gescheitelten Zweige, sondern ist in einer weniger auffallenden Weise auch an den belichteten vorhanden, deren rückenständige Blätter aufgerichtet sind; an einem solchen waren die untersten, horizontal stehenden Nadeln 20—22,5, durchschnittlich 21,5 mm lang, die oberen und zugleich am meisten aufgerichteten 15—18,5, durchschnittlich 17,4 mm. An den Wipfelzweigen endlich, deren Nadeln ziemlich gleichmässig vom Zweige abstehen, ist die Anisophyllie nur noch wenig ausgeprägt: von den 154 Nadeln eines solchen Triebes massen die 54 bauchständigen 6,5—17, durchschnittlich 14,9 mm, die 44 an den beiden Flanken inserierten 7,5—17, durchschnittlich 14,1 mm, die 56 rückenständigen 5—16, durchschnittlich 13,1 mm. Es geht sonach die Anisophyllie mit der Dorsiventralität der Zweige ungefähr parallel (K).

Über die richtenden Ursachen der Dorsiventralität der plagiotropen Tannenzweige wissen wir durch die Untersuchungen von Frank (47), sowie durch Klinostatenversuche von Czapek[1], dass sie zunächst durch die Schwerkraft induziert wird. Aber auch der Einfluss des Lichtes spielt dabei eine Rolle, da bei den von Wächter[2] angestellten Versuchen einseitige Beleuchtung eines sich entwickelnden Gipfeltriebes das Hinwenden der Nadeln nach der Lichtquelle hervorrief; und endlich gehört nach Goebel[3] zu den die Dorsiventralität induzierenden Faktoren auch die Lage, welche die Knospen im Momente des Austreibens zum Muttersspross einnehmen. Die Anisophyllie wird nach den Untersuchungen von Kny[4]) und Wächter (a. a. O.) bei künstlichen Lageveränderungen in Entwicklung begriffener Sprosse mit grösserer Zähigkeit festgehalten, als die Dorsiventralität: Zweige, welche um 180° gedreht worden waren, zeigten erst im zweiten Jahre eine Umkehrung der Anisophyllie; ausser der Schwerkraft und der aus den obigen Zahlenangaben ersichtlichen Wirkung des Lichtes spielen nach Goebel (56) beim Zustandekommen der Anisophyllie wahrscheinlich auch Korrelationserscheinungen mit.

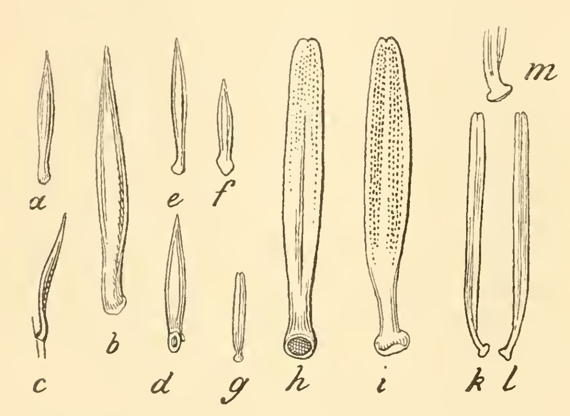


Fig. 25. *Abies alba.* Verschiedene Nadel-Formen. a—d Nadel vom Haupttrieb des vorletzten Jahres aus dem Wipfel eines 90jährigen Baumes; a von unten, Spaltöffnungsstreifen sehr schwach ausgeprägt, hellgrün, 1 : 1; b ebenso, 2 : 1; c dieselbe von der Seite, d von oben, 1 : 1. e, f Nadeln vom 3jährigen Haupttrieb desselben Wipfels, e vom oberen, f vom unteren Teil desselben, 1 : 1. g Nadel von einem einjährigen Seitentrieb 4. Ordn., unterseits mit stark weisslichen Streifen, 1 : 1; h dieselbe von oben, i von unten, 4 : 1. k Nadel von einem unteren Seitenzweig einer älteren Tanne von unten, l von oben, 1 : 1; m ihre Basis von der Unterseite, 2 : 1. (Orig. Sch.)

Die Nadeln sind lineal, meist 12—28 mm lang, bis 3 mm breit, am Grunde mit einem kurzen, unten scheibenförmig verbreiterten Stiel; im übrigen sind sie in

[1]) Czapek, F. Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewewegungen. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 32, 1898, S. 266.

[2]) Berichte der Deutschen Bot. Gesellschaft. Bd. 21, 1903, S. 393.

[3]) Goebel, K. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenk's Handbuch der Botanik, Bd. III, 1883, S. 147.

[4]) Botan. Zeitung. Bd. 31, 1873, S. 433.

ihrer Gestalt und Struktur äusserst veränderlich (Fig. 25). Im unteren und mittleren Teil der Krone stehen hauptsächlich Nadeln, welche an der Spitze ausgerandet sind (Fig. 25 g—k, Fig. 26 B), abgestumpfte oder zugespitzte beschränken sich meistens auf die Wipfelregion (Fig. 24, 25 a—f). An jungen Bäumchen findet man am Haupttrieb meist stumpfe Nadeln, die fast wagerecht abstehen (Fig. 22 und 26 A), oberseits in der Regel nur wenige Spaltöffnungen tragen, und bei denen eine Mittelfurche gewöhnlich nur angedeutet ist. Beim erwachsenen Baum stehen die Nadeln des Haupttriebes in zierlichem Schwunge nach oben ab, indem ihre Mittellinie einen gegen den Trieb gewölbten flachen Bogen beschreibt, welcher an der etwas einwärts gekrümmten gelblichen Spitze sanft ausläuft (30).

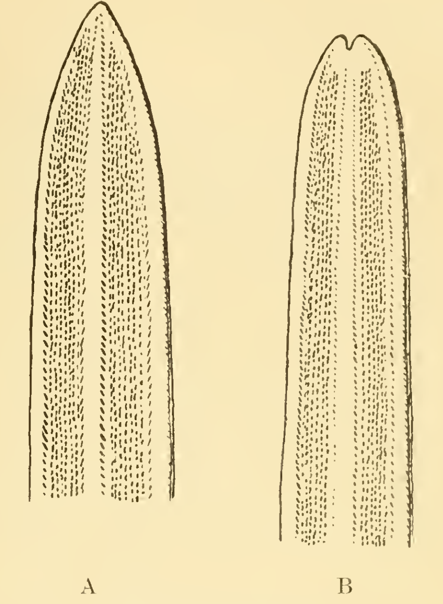


Fig. 26. *Abies alba.*
Nadeln von der Unterseite mit den Spaltöffnungsstreifen; 10:1.
A vom Gipfeltrieb Fig. 22, B vom Schattenzweig Fig. 23. (Orig. K.)

In den flachen Nadeln der gescheitelten Zweige sondert sich das Assimilationsgewebe (Fig. 27) in eine der Blattoberseite anliegende Palissadenschicht und ein darunter liegendes Schwammgewebe. Die aus stark verdickten Zellen bestehende Epidermis trägt an der Unterseite die jederseits der Mittelrippe in einem weisslichen Längsstreifen liegenden und in je 5—8 Längslinien angeordneten (Fig. 26), am Grunde schalenförmiger Vertiefungen eingesenkten Spaltöffnungen [1]; die weisse Farbe der Umgebung der Spaltöffnungen rührt von einem Überzuge von Wachskörnchen her, welche nicht nur die Vertiefungen ausfüllen, sondern auch die Nadeloberfläche zwischen diesen bedecken. An die Epidermis legt sich inwendig eine ein-, ab und zu zweireihige, nicht kontinuierliche Hypodermschicht an, deren Stränge von wechselnder Breite sind. Im Parenchym der Unterseite findet sich in der Nähe der beiden Blattränder je ein an die Epidermis unmittelbar anstossender Harzkanal, welcher von ziemlich dickwandigen, grossen chlorophyllführenden Scheidenzellen umschlossen und von einem dünnwandigen Epithel ausgekleidet wird, dessen Zellen zum grossen Teil mit Harz erfüllt sind und dieses in den Kanal absondern. Die Mittelrippe wird von zwei dicht neben einander liegenden Gefässbündeln durchzogen, welche von einem gemeinsamen, chlorophylllosen Ableitungsgewebe umscheidet sind.

Die Nadeln der Haupttriebe zeigen im wesentlichen denselben anatomischen Bau, nur ist die Hypodermschicht durchschnittlich reichlicher ausgebildet und die beiden Harzkanäle sind (an der Blattunterseite) mehr gegen die Mittellinie des Blattquerschnitts gerückt (K).

Die aufgerichteten Nadeln der Wipfelzweige sind dicker und tragen ausser den sehr ausgeprägten breiten Spaltöffnungsstreifen auf der Blattunterseite auch auf der Oberseite an der Spitze in der mittleren Partie einige Längsreihen von

[1]) Die Angabe von Mahlert (43), dass auch an der Blattoberseite an der Spitze der Nadel 3—5 kurze Reihen von Spaltöffnungen vorhanden seien, trifft wenigstens nicht für alle Fälle zu.

Spaltöffnungen, die sich in der Mittellinie noch ziemlich weit nach dem Grunde hin fortsetzen. Das Hypoderm ist an der Blattoberseite nur durch die Atemhöhlen unterbrochen, biegt an den Blattkanten ein wenig nach der Unterseite um und ist im übrigen auf dieser nur an der vorspringenden Mittelrippe vorhanden (Fig. 28). Das Palissadengewebe ist an der Blattoberseite stellenweise 3schichtig, aber auch in der Mittelpartie der Unterseite vorhanden, worin sich die Anpassung des Blattbaues an eine höhere Lichtintensität kundgibt: die Harz-

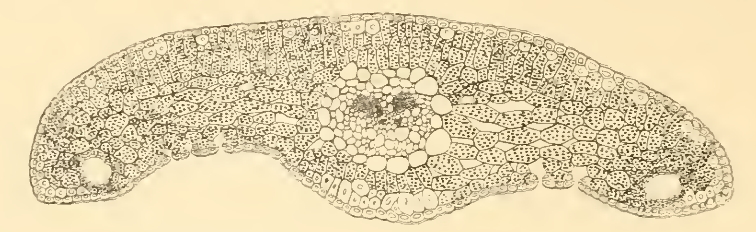


Fig. 27. *Abies alba.* Querschnitt durch ein Schattenblatt von einem gescheitelten Seitenzweig; 58:1. (Orig. Braun).

kanäle sind fast in die Transversalebene des Blattes gerückt und allseitig vom Parenchym umgeben (K).

Der aromatische Duft und bittere harzige Geschmack der Blätter scheint vielen Tieren unangenehm zu sein und deshalb als Schutzmittel gegen Verletzungen durch Pflanzenfresser zu dienen. Allerdings ist dieser Schutz nur unvollkommen, denn die Angabe von Errera (41), dass die Tanne vom Weidevieh gemieden

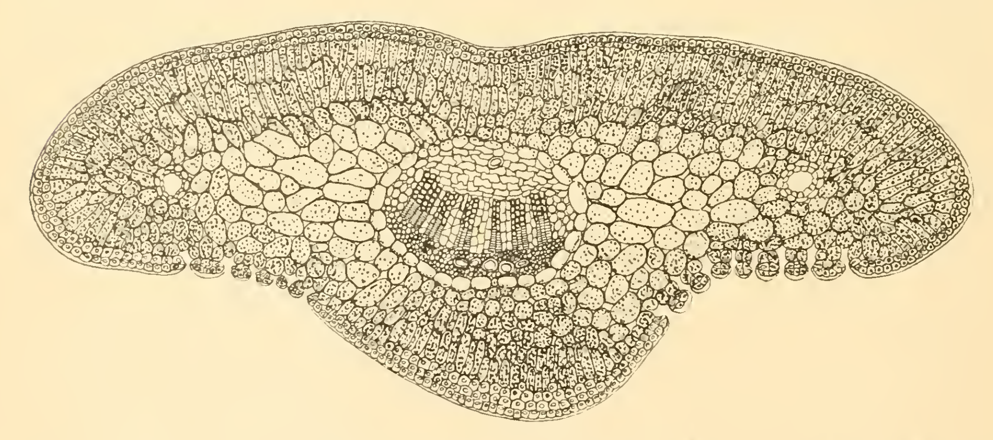


Fig. 28 *Abies alba.* Querschnitt durch eine aufgerichtete Nadel eines Wipfelzweiges (Fig. 24); 58:1. (Orig. Braun).

werde, kann sich höchstens auf Rindvieh beziehen. Für Pferde und Schafe trifft sie nicht zu, und von Rehen und Hirschen wird die Tanne so gesucht, dass sie vielfach durch das Wild vernichtet wird.[1]) Hinsichtlich der Ziegen wurde durch Fankhauser[2]) festgestellt, dass diese von den Nadelhölzern am liebsten Weisstanne und Lärche fressen. Infolge des Verbeissens wird die Tanne zu einem Busch, der selbst nach vielen Jahren keinen grösseren Umfang gewinnt, und

[1]) Mitteilung von Prof. Dr. A. Bühler in Tübingen.

[2]) Fankhauser, F. Die Bedeutung der Ziegenwirtschaft für die schweizerischen Gebirgsgegenden in forstlicher und volkswirtschaftlicher Hinsicht. Bern 1887.

dessen Gipfel durch die unteren Äste nicht geschützt wird. Solche Pflanzen zeigen ein kümmerliches Gedeihen und gehen verhältnismässig frühzeitig ein: deshalb verschwindet die Tanne auf Weiden, wo noch alte Exemplare das frühere häufigere Vorkommen dieser Holzart bekunden, überall. wenn nicht besondere Vorkehrungen zu ihrem Schutze getroffen werden.

An den Sprossenden haben die der Gipfelknospe sich anlegenden Nadeln gewöhnlich eine kleinere Form und etwas gekrümmte Gestalt: die weiter auf sie folgenden Blattorgane derselben Achse entwickeln sich zu Knospenschuppen. welche die Winterknospen einhüllen (59). Äusserlich ist der Knospenschluss durchschnittlich am 9. August (für Giessen) vollendet. aber in Wirklichkeit beginnt die winterliche Ruheperiode für die Laubknospen erst Ende Oktober oder Anfang November; die Quirlknospen scheinen früher in den Ruhezustand überzugehen als die Stammendknospen. Die Stelle der Achse. an welcher die vollständig ausgebildeten Knospenschuppen eingefügt sind, hat eine napfförmige Gestalt und bildet eine Knospenscheide. in welche der Vegetationspunkt eingesenkt ist; besonders trifft dies bei der Endknospe des Haupttriebes zu, welche infolge dessen im Vergleich mit den exponierter stehenden und auch für den normalen Aufbau des Sprossensystems weniger wichtigen Seitenknospen gegen Frost und mechanische Verletzungen gut geschützt ist (9). Die Knospenschuppen sind von grünlich-brauner Farbe, weniger zahlreich und von zarterem Bau als bei der Fichte; ihre Unterseite überzieht eine aus sehr stark verdickten Zellen bestehende Epidermis, während diejenige der Oberseite dünnwandig ist; Spaltöffnungen sind nach Anderson[3]) vorhanden. In den äusseren Schuppen bilden sich Korkschichten aus und zwischen diesen Schuppen findet man Harzablagerungen, welche dadurch entstehen, dass sich Harz in dem chlorophyllhaltigen inneren Parenchym abscheidet und durch die Zellwände der oberseitigen Epidermis. welche dadurch oft blasenförmig aufgetrieben werden. diffundiert. Durch diesen Bau der Knospendecken werden die darin eingeschlossenen Vegetationspunkte und jungen Blattanlagen während des Winters gegen Wasserverlust und Temperaturerniedrigungen ausreichend geschützt (59). Etwa in der letzten Märzwoche (bei Freiburg i. B.) zeigt sich im Innern der Endknospen die erste Streckungserscheinung. indem die jugendlichen Blattanlagen sich über den Scheitel des Vegetationspunktes zu erheben beginnen; in den Quirlknospen hat sich um diese Zeit die Achse bereits etwas gestreckt, was in der Endknospe erst einige Zeit später der Fall ist. Jetzt werden schon die Vegetationspunkte der künftigen Langtriebknospen am Hauptvegetationspunkt, und zwar über oder auch unter den obersten Blättern, angelegt (9). Beim Austreiben der Knospen, welches Anfang Mai (Giessen durchschnittlich am 3. Mai) erfolgt, zeigen die innersten Schuppen noch ein Wachstum an ihrem meristematischen Grunde, bleiben aber nicht wie bei der Fichte zu schützenden Kappen verbunden, sondern sitzen in der Regel mit ihrem Grunde fest (59).

Die jugendliche Sprossachse ist mit dickwandigen, meist 3zelligen, einfachen. an der Spitze stumpfen, kurzen Haaren besetzt. welche nach 2—3 Jahren infolge der Peridermbildung verschwinden. Von den älteren Trieben gliedern sich die Blätter, die ein Alter von 6—9, einzelne von 10—12, angeblich sogar von 15 Jahren erreichen können, mit ihrem kurzen Stiele so ab, dass sie eine glatte kreisrunde Narbe hinterlassen.

Das Höhenwachstum des Baumes gestaltet sich nach Schuberg (66a) in Beständen von mittlerer Dichte bei verschiedenen Standortsklassen folgendermassen:

---

[3]) Botanical Gazette. 1897, p. 294.

im Alter von	Mittlere Höhe in Metern bei I.	II.	III.	IV.	V. Standortsklasse.
10 Jahren	1,7	1,1	0,8	0,45	0,15
20 „	5,5	4,0	3,0	2,0	1,1
30 „	9,9	7,8	6,0	4,2	2,7
40 „	14,0	11,6	9,2	6,8	4,7
50 „	17,7	14,9	12,2	9,4	6,7
60 „	21,0	18,0	15,0	12,0	8,8
70 „	23,8	20,7	17,6	14,5	11,0
80 „	26,3	23,1	20,0	16,7	13,0
90 „	28,6	25,35	22,2	18,7	15,0
100 „	30,7	27,4	24,1	20,5	16,8
110 „	32,6	29,3	25,9	22,2	18,4
120 „	34,4	31,0	27,5	23,6	19,8
130 „	35,95	32,5	28,8	24,9	21,0
140 „	37,3	33,8	30,0	26,1	22,0
150 „	38,5	34,9	30,9	26,9	22,7

Der erwachsene Baum zeichnet sich immer durch die überwiegende Entwicklung der Hauptachse aus, welche zu einem geraden Stamm heranwächst, der im Schluss bis zu 55 m Höhe bei fast 2 m Durchmesser in Brusthöhe, ausnahmsweise sogar eine Höhe von 65—75 m und eine Dicke von 3,8 m erreichen kann (224). Seine grösste Wachstumsenergie erreicht der Stamm unter günstigen Verhältnissen schon um das 30. Lebensjahr, auf mittelguten Standorten zwischen dem 30. und 40., auf den geringsten im 60.—70. Jahr, später tritt ein Sinken der jährlichen Zuwachse ein, welches erst langsam, etwa vom 100. Jahre an schneller erfolgt, wie die folgenden aus der vorhergehenden Tabelle berechneten Zahlen zeigen.

Alter.	Jährlicher durchschnittlicher Zuwachs des Stammes in cm bei I.	II.	III.	IV.	V. Standortsklasse.
1.— 10. Jahr	17	11	8	4,5	1,5
10.— 20. „	38	29	22	15	9,5
20.— 30. „	44	38	30	22	16
30.— 40. „	41	42	32	26	20
40.— 50. „	37	33	30	28	20
50.— 60. „	33	31	28	26	21
60.— 70. „	28	27	26	25	22
70.— 80. „	25	24	24	22	20
80.— 90. „	23	22	22	20	20
90.—100. „	21	21	19	18	18
100.—110. „	19	19	18	17	16
110.—120. „	18	17	16	16	14
120.—130. „	15	15	13	13	12
130.—140. „	13	13	12	12	10
140.—150. „	12	11	9	8	7

Abgesehen von den Bodenverhältnissen wird die Energie des Höhenwachstumes auch in hohem Grade durch die Höhe des Standortes über dem Meere beeinflusst, und zwar so, dass beispielsweise in den bayerischen Alpen das mittlere Höhenwachstum eines Bestandes in einer Meereshöhe von 900—1050 m = 100 gesetzt, dasselbe in einer Meereshöhe von 1050—1200 m = 86, bei 1200—1350 m nur noch = 27 und bei 1350—1500 m = 23 war (34).

Das Dickenwachstum des Stammes erfolgt in der Jugend sehr langsam, unter den natürlichen Verhältnissen teilweise eine Folge der Beschattung, welche die zählebige Tanne lange Zeit erträgt; aber auch bei normal erwachsenen Pflanzen sind die ersten 6—8 Jahresringe sehr eng und der Ausdruck für die der Tanne eigentümliche, überaus langsame Jugendentwicklung. Im allgemeinen entspricht (41) ein Holzdurchmesser von

0.1	cm	einem	Alter	von	3 Jahren
0.2	„	„	„	„	5 „
0.3	„	„	„	„	6 „
0.4	„	„	„	„	7 „
0.5	„	„	„	„	8 „
0,6—0,8	„	„	„	„	9 „
0,9—1,0	„	„	„	„	10 „
1,1—1.3	„	„	„	„	11 „
1,4—1,6	„	„	„	„	12 „
1,7—1,9	„	„	„	„	13 „
2,0—2,3	„	„	„	„	14 „
2,4—2,8	„	„	„	„	15 „
2,9—3,3	„	„	„	„	16 „
3,4—3,7	„	„	„	„	17 „
3,8—4,3	„	„	„	„	18 „
4,4—5,0	„	„	„	„	19 „
5.1—5.6	„	„	„	„	20 „
5.7—6.3	„	„	„	„	21 „
6.4—7.0	„	„	„	„	22 „
7.1—7.7	„	„	„	„	23 „
7.8—8.0	„	„	„	„	24 „ .

In älteren Stämmen vollzieht sich alsdann der Dickenzuwachs des Holzkörpers in folgender Weise. Es beträgt (66a)

im Alter von	der Durchmesser des Holzes im Mittel in cm bei I.	II.	III.	IV.	V. Standortsklasse.
40 Jahren	14.0	11.5	9.3	7.3	5.4
50 „	19.0	15,9	13.2	10.5	8.0
60 „	23.5	20,2	16,8	13,8	10.6
70 „	27,7	24.1	20.4	17.0	13.4
80 „	31,6	27.8	23,8	20.1	16,1
90 „	35.4	31.2	27,0	23.0	18,7
100 „	38,8	34.5	30.0	25,6	21.2
110 „	41,9	37,4	32.7	28.1	23,4
120 „	44,7	40.0	35.2	30.3	25,4
130 „	47,4	42.4	37,3	32.2	27,2

Aus diesen Zahlen lässt sich berechnen, dass die Breite der Jahresringe, von den innersten abgesehen, bei der I. Standortsklasse 1.35—2.5 mm, bei der II. 1,2—2,2 mm, bei der III. 1,05—1.95 mm, bei der IV. 0,95—1,6 mm, bei der V. 0,9—1,3 mm beträgt.

Bei Verlust des Haupttriebes oder seiner Endknospe kann das stark geotropische Wachstumsvermögen binnen Jahresfrist auf einen, seltener einige Langzweige des darunter stehenden Wirtels, bisweilen auch auf in der Nähe befindliche Kleinzweigknospen übergehen, worauf deren senkrechtes Aufwärtswachsen und die Bildung eines oder mehrerer Ersatzgipfel erfolgt. Auch im freien Stande

ist die Tanne hochstämmig und unten astfrei, im Gegensatz zu der unter solchen Verhältnissen bis nahe an den Grund mit Ästen besetzten Fichte; nur in den höheren Gebirgslagen rückt die Kronenbildung immer tiefer am Stamme herab und nähert sich dem Boden (34).

Die mechanische Leistung des Stammes und der Äste wird durch den Holzkörper vollzogen, welcher helles Kernholz besitzt und keine Harzkanäle enthält. Das Tannenholz ist leicht, weich, durchaus hell gefärbt, mit deutlich ausgeprägten Jahresringen versehen, von grösserer Elastizität als das etwas hellere und gleichmässigere Fichtenholz, dessen spezifisches Trockengewicht sich zum Tannenholz (spezifisches Trockengewicht 0.333—0.529) wie 100 : 87—93 verhält: im Jahresringe beträgt der Anteil des Herbstholzes in den verschiedenen Altersperioden des Baumes annähernd gleichmässig 34—35 %. Das höchste Raumgewicht zeigt das Tannenholz in den unteren Stammteilen, nach oben sinkt es zuerst rasch, dann ziemlich langsam, und unterhalb der Krone steigt es gewöhnlich wieder; die grösste Druckfestigkeit liegt, entsprechend der mechanischen Beanspruchung, in den untersten Stammteilen und nimmt nach oben ab, um in etwa $^2/_3$ der Höhe ein Minimum zu erreichen. Das schwerste Holz wird in einer Altersperiode von 90—120 Jahren gebildet (71). In den einer einseitigen Zugwirkung ausgesetzten Ästen ist das Holz hypotroph gebaut, indem an der Unterseite eine Vermehrung der Tracheiden unter gleichzeitiger dunkel braunroter Färbung des Holzkörpers, sog. Rotholzbildung, auftritt. Auch im Stamme entsteht Rotholz, das von besonderer Härte und Sprödigkeit ist, wenn die Bäume am Waldrande einseitiger Beleuchtung ausgesetzt sind, oder sonst eine einseitig entwickelte Krone tragen (10).

Der Wassergehalt des frischen Splintholzes, durchschnittlich 67.2 %, scheint der höchste von allen Nadelhölzern zu sein; der Kern enthält durchschnittlich 17.4 % Wasser, etwas weniger als bei der Lärche, aber mehr als bei Kiefer und Fichte (25).

Die an jungen Sprossachsen vorhandene, an der bräunlichen Behaarung kenntliche Epidermis bleibt meist 3, in Rudimenten oft bis zum 4. Jahre erhalten, um allmählich einem Oberflächenperiderm von brauner Farbe zu weichen, in dem sich Lenticellen von langer Dauer ausbilden und dessen Kork-Initialen im Hypoderm liegen. Die kreisrunden, im Niveau der Zweigoberfläche liegenden Blattnarben bleiben sehr lange erhalten und nehmen mit dem Alter des Zweiges kaum an Breite zu, werden auch durch die im Periderm sich bildenden Längsrisse nicht zerklüftet (Sch.). Das Periderm nimmt später meistens eine weisslichgraue Färbung an, zeigt jedoch auch nicht selten einen stark rötlichen Schimmer. Es bleibt sehr lange dünn und glatt; selbst an 100jährigen Stämmen ist es weich und fast borkefrei, sodass es dem Eindringen der Luftwärme nur geringen Widerstand entgegensetzt (25). Es zeigt buckelförmige Erhöhungen, welche Harzbeulen entsprechen, und unregelmässig verteilte, kreisrund umgrenzte Warzen, welche z. T. Lenticellen, z. T. die etwa bis zum 12. Jahre unterscheidbaren Blattnarben sind. Manche Bäume behalten bis in ihr höchstes Alter die glatte, graue Rinde („Glastannen"), bei andern tritt die Borkebildung etwa vom 40.—50. Lebensjahre ab ein: sie beginnt mit kurzen und seichten, meist bogig verlaufenden Rissen, welche aus der Rinde hier und da rundliche, uhrglasförmige Schuppen herausschneiden, gewöhnlich aber sich zu Längsfurchen erweitern, zwischen denen Querrisse auftreten; die so gebildeten Borkeschuppen sind glatt, dünn, abblätternd und von heller Farbe, der die Weisstanne ihren Namen verdankt (30). Die Dicke der Borke steigt nach Schuberg (66a) in der Stammhöhe von 1.3 m von 3—5 mm am Stangenholz bis auf ca. 50 mm an 100jährigen Stämmen, in rauher Freilage auf 60 mm und mehr, denn je höher, freier, rauher und schlechter der Standort des Baumes, desto mächtiger ist verhältnissmässig seine Borkebildung.

Die sekundäre Rinde ist reich an Gerbstoff (durchschnittlich 7,46% der Trockensubstanz)[1], entbehrt der Bastfasern, enthält aber Steinzellen und ausser Harzkanälen auch Schleimschläuche.

Das Harz, welches bei Verwundungen der Rinde und des Holzkörpers austritt, vermehrt sich bei Verletzungen des Holzes dadurch, dass nun auch in diesem Harzkanäle auftreten. Wird nämlich durch die Verwundung das Cambium verletzt, so bilden sich, nachdem zunächst das Harz aus den normalen Harzkanälen der Rinde ausgeflossen ist, in dem entstehenden Wundholze neue, in tangentialer Richtung mit einander zusammenhängende Kanäle, die mit ihrem offenen Ende in die Wunde einmünden und Harz enthalten, welches von den die Kanäle umgebenden Zellen abgesondert wird. Der Harzbalsam dient zum Verschluss der Wunde und hält deshalb so lange an, bis diese durch Überwallung vernarbt ist; die nachher vom Cambium gebildeten Elemente zeigen wieder normale Beschaffenheit (77). Das Tannenharz (sog. Strassburger Terpentin enthält freie Harzsäuren, einen Abietoresen genannten Harzkörper ($C_{19}H_{30}O$), ätherisches Öl von angenehmem aromatischem Geruch, etwas Bitterstoff und Farbstoff; es ist in seiner Zusammensetzung und sonstigem Verhalten dem Terpentin der Lärche ähnlich.[2])

Die Tanne erreicht ein Lebensalter von 300—400, selbst bis zu 800 Jahren; ihre vegetative Vermehrungsfähigkeit ist unter den Coniferen ausnahmsweise gross; Absenker und Stecklinge kommen gut fort, an abgehauenen Stöcken entwickeln sich öfters schlafende Knospen oder zurückgebliebene Zweige, und da die Wurzeln der Stämme mit denen von Nachbarbäumen derselben Art verwachsen, so können sich an den Stümpfen Überwallungen bilden, welche die ganze Schnittfläche verschliessen.

Die Blühbarkeit der Weisstanne beginnt bei freiem Stande in ihrem 30., bei geschlossenem Bestande im 60.—70. Lebensjahr, und nicht jedes Jahr wiederholt sich die Blüte, sondern im milden Klima etwa alle 2—5 Jahre, in rauheren Gegenden erst alle 6—8 Jahre (224). Der Baum ist einhäusig, doch tragen die blühenden Zweige nur männliche oder nur weibliche Blüten; letztere entstehen als Kleinzweige auf der oberen Seite von Langtrieben, und zwar fast nur an kräftigeren Ästen des Wipfels, wo bereits im August die nächstjährigen Blüten als grosse, rundliche, von braunen Schuppen eingehüllte Knospen hinter der Spitze der diesjährigen Triebe als einzeln stehende Achselsprosse zum Vorschein kommen. Die männlichen Blüten erscheinen dicht gestellt auf der Unterseite vorjähriger Zweige zwischen deren Nadeln, vorwiegend an den oberen, aber auch an den unteren Ästen des Baumes, und entsprechen ebenfalls Kleinzweigen. Die Blüten sind Ende April bis Anfang Mai (Giessen durchschnittlich am 2. Mai) ausgebildet, und zwar die männlichen und weiblichen auf demselben Baume ziemlich gleichzeitig (synchronogam).

Die weiblichen Blüten (nach anderer Deutung als Blütenstände aufzufassen) haben ein zapfenförmiges Aussehen (Fig. 29), sind ca. 6 cm lang, hellgrün gefärbt und stehen aufrecht. Ihre Deckschuppen steigen am Grunde fast senkrecht auf und gehen in lange, zugespitzte, grüne, ziemlich horizontal gerichtete Fortsätze aus; sie verbergen vollkommen die sehr viel kleineren Fruchtschuppen (Fig. 30), die am Grunde auf ihrer Oberseite je zwei Samenanlagen tragen, welche ihre in einen einseitigen, helmartigen Lappen ausgezogene Mikropyle so nach unten und aussen wenden, dass die Mikropylenlappen in die kanalähnlichen Räume hineinragen, welche sich infolge der Verschmälerung des Grundes der Zapfenschuppen längs der Achse hinziehen. Nach den Be-

[1]) Councler, C. in Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. 1884. S. 1—16.
[2]) Tschirch, A. u. Weigel, G. in Archiv der Pharmacie. Bd. 238. 1900. S. 411

Fig. 29. *Abies alba.* Weibliche Blüte zur Zeit der Anthese; 2 : 1. (Orig. Votteler).

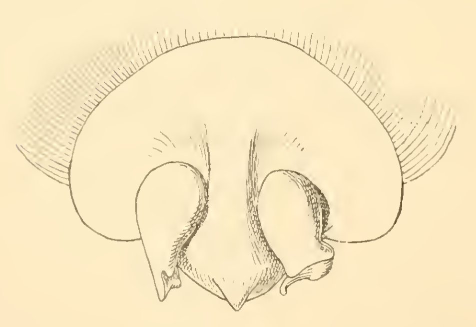


Fig. 30. *Abies alba.* Fruchtschuppe mit 2 Samenanlagen, von der Oberseite; 15 : 1. (Orig. K.)

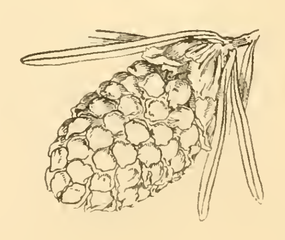


Fig. 31. *Abies alba* Männliche Blüte; 2 : 1. (Orig. Votteler).

obachtungen von Delpino[1]) und Strasburger (73) sondert die Mikropyle auch hier, wie bei *Taxus*, zur Zeit der Geschlechtsreife der Samenanlage ein Flüssigkeitströpfchen aus, an welchem die bis hierher transportierten Pollenkörner hängen bleiben, um mit dem Tröpfchen in die Mikropyle eingesogen zu werden; auch für *Abies* nimmt Delpino ein Aufsteigen der Pollenkörner in der Mikropylenflüssigkeit bis zum Nucellus der Samenanlage an.

Die männlichen Blüten (Fig. 31) haben die Gestalt eines länglichen, zur Zeit des Stäubens 20—27 mm langen Kätzchens, welches am Grunde von zahlreichen bräunlichen Schuppenblättern umgeben ist, sich in der Regel schräg nach abwärts richtet und eine gelbe Farbe zeigt. Die zahlreichen Staubblätter bestehen aus einer keulenförmigen, fast sitzenden, an der Spitze mit einem kammartigen Konnektiv-Fortsatz versehenen Anthere (Fig. 32), deren beide der Länge nach neben einander liegende Fächer gewöhnlich nach oben gewendet sind und sich durch einen Querriss öffnen. Wegen der verschiedenartigen Lage der männlichen Blüten fällt beim Aufspringen der Antheren aus

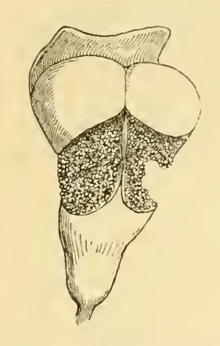


Fig. 32. *Abies alba.* Staubblatt in geöffnetem Zustand; 15:1. (Orig. K.)

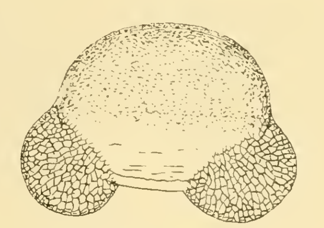


Fig. 33. *Abies alba.* Pollenkorn; 290:1. (Orig. K.)

deren weit klaffender Wand ein Teil des gelben mehligen Pollens sogleich aus der Blüte heraus, während ein anderer Teil bei ruhiger Luft auf tiefer stehende Antheren, deren aufgebogene Konnektiv-Kämme sie dazu geeignet machen, zur zeitweiligen Ablagerung gelangt, um früher oder später von einem Windzuge fortgeführt zu werden (95). Die gelben Pollenkörner (Fig. 33) sind ca. 0,130 mm lang, 0,080 mm dick, ihre Exine ist an beiden Enden des Pollenkornes von der Intine abgehoben und bildet zwei ungefähr halbkugelige, mit Luft erfüllte Blasen, welche als „aërostatischer Apparat" dazu dienen, das spezifische Gewicht des Pollenkornes zu verringern und zugleich seine Oberfläche zu vergrössern, sodass es leicht transportabel für den Wind wird. Da im allgemeinen die weiblichen Blüten am Baume oberhalb der männlichen stehen, so ist vielfach ein Auftrieb des Pollens durch den Wind zum Eintritt der Bestäubung erforderlich und deshalb Regenwetter derselben hinderlich. Der Pollen entweicht in reichlicher Menge in Form gelblicher Wolken aus den männlichen Blüten in die Luft, wird auf weite Entfernungen fortgeführt und gelegentlich mit Regengüssen oder durch Luftströmungen an der Oberfläche von Pfützen als sog. Schwefelregen oder in Seen als „Seeblüte" abgelagert. An die weiblichen Blüten gelangt, fällt der Pollen auf die etwas gewölbten, in ihrem hinteren Teil stark abschüssigen Deckschuppen, rollt auf ihnen an den Rändern der Fruchtschuppe hinab und gelangt auf diesem Wege an den Mikropylenlappen, von dem

[1]) Note ed osservazioni botaniche. Decuria seconda. Malpighia IV. 1890.

er wie von einer hohlen Hand aufgefangen wird. Bestäubung durch Pollen, der von demselben Baume stammt, also autogenetische Bestäubung, soll nach Borggreve[1]) zu keinem Samenansatz führen.

Nach der Bestäubung verharren die Ränder der Mikropyle noch längere Zeit in unveränderter Gestalt und Lage, auch bleibt die Mikropyle geöffnet (73); später legen sich die den Zapfen bildenden Schuppen dicht aufeinander und verstärken den Schutz, welchen sie durch den dichten Zusammenschluss den sich entwickelnden Samen gewähren, noch weiter dadurch, dass an der Oberfläche der Fruchtschuppe, mit Ausnahme des Samens selbst und seines Flügels, Haarbildungen auftreten (79). An dem heranwachsenden Zapfen (Fig. 24, S. 87), welcher die aufrechte Stellung der Blüte beibehält, verholzen die sehr stark sich vergrössernden Fruchtschuppen, wie auch die immer noch zwischen ihnen hervorragenden, keilförmigen, nach der Spitze allmählich verbreiterten Deckschuppen, und die Zapfen nehmen erst eine blaugrünliche, später eine grünlichbraune Färbung an. Der reife Zapfen ist stellenweise von Harztropfen bedeckt, welche aus den in den Zapfenschuppen enthaltenen Harzgängen ausfliessen; er ist 28—46 mm dick, 75—170 mm, bisweilen auch bis 30 cm lang (37), zwischen seinen Fruchtschuppen ragen die Enden der Deckschuppen hervor. Die Zeit der

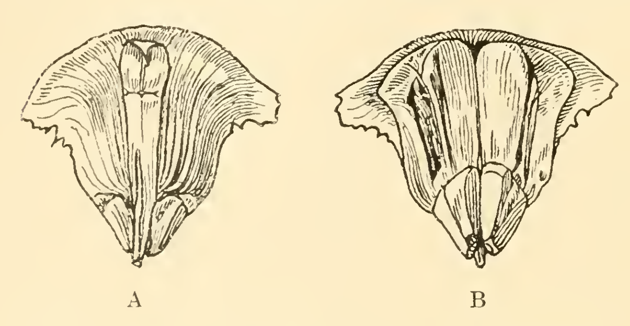


Fig. 34. *Abies alba*, Zapfenschuppe mit Deckschuppe und 2 geflügelten Samen.

A von der Unterseite, B von der Oberseite; 1:1. (Orig. K.)

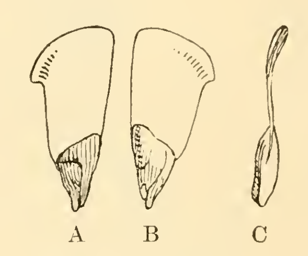


Fig. 35. *Abies alba*. Same mit festem Flügel.

A von der oberen, B von der unteren, der Schuppe zugekehrten Seite, C im Profil; 1:1. (Orig. K.)

Samenreife tritt in niederen Lagen im September bis Oktober, in Gebirgsgegenden Ende Oktober oder Anfang November ein, und im Laufe des Winters, besonders nach Einwirkung von Frost, zerfällt der Zapfen, dessen Spindel noch lange auf dem Zweige stehen bleibt, in seine einzelnen Schuppen, wobei die Samen entweder einzeln für sich oder an den grossen Fruchtschuppen haftend (Fig. 34) herabfallen.

Die Samen (Fig. 35) haben eine verkehrt-kegelförmige, fast 3kantige Gestalt, sind 8—13, im Mittel 10.5 mm lang, glänzend, braun, auf der Unterseite mit einer lang-dreieckigen glänzenden Partie, ihrer ursprünglichen Anheftungsstelle; sie sind mit einem festen, nicht abfallenden Flügel versehen, welcher bereits an der Samenanlage als Anhang des Integumentes zu erkennen, und nicht, wie häufig beschrieben wird, aus einer oberflächlichen Schicht der Fruchtschuppe hervorgegangen ist. Am reifen Samen ist er von verlängert-dreieckiger Gestalt, ziemlich unregelmässig längs gefaltet, der Länge nach ein wenig konkav, der Quere nach schwach S-förmig gekrümmt; er überzieht auch die ganze

[1]) Verhandl. d. naturh. Ver. d. preuss. Rheinlande u. Westfalens. Sitzungsber. 1875. S. 7 u. 32.

Fläche der Samenschale mit Ausnahme der Anheftungsstelle des Samens (78). Die Samen sind anemochor und gehören zum Typus der Schraubendrehflieger (34), stellen sich beim Fallen meist so, dass der Hinterrand des Flügels aufwärts, der verstärkte Vorderrand abwärts zu liegen kommt, und fallen unter horizontaler Drehung in ruhiger Luft senkrecht oder auch in einer spiraligen Bahn herab. Wegen ihres nicht unbedeutenden Gewichtes drehen sie sich meistens nicht rasch und können nur von heftigeren Winden auf eine grössere Entfernung von der Mutterpflanze fortgetragen werden. Das Durchschnittsgewicht eines Samens beträgt 0,045 g, das Gewicht eines Liters Samen 325 g, in 1 Kilo reiner Samen sind 17770 grosse Körner oder 22120 Körner mittlerer Grösse oder 26170 kleine Körner enthalten.[1]) Die weiche Samenschale enthält — wohl als Schutzmittel gegen Tierfrass — mit Terpentin angefüllte Hohlräume, der Keimling liegt gekrümmt in dem ölhaltigen Nährgewebe, ist chlorophyllhaltig, goldgelb bis hellgrün gefärbt und hat 4—8, meistens 5 Kotyledonen (186). Die Keimfähigkeit der Samen hält sich gewöhnlich nur bis zum nächsten Jahre nach ihrer Reife. Die durchschnittliche jährliche Samenproduktion der Tanne wurde nach den 20jährigen in Preussen darüber angestellten Beobachtungen[2]) auf 34,6 % einer vollen guten Ernte festgestellt. Hinsichtlich der Wiederkehr der Samenjahre verhält sich die Tanne ähnlich wie die Fichte, indem verhältnismässig sehr gute und sehr geringe Samenjahre vorherrschen; 3 Jahre genügen durchschnittlich, um das einer guten Ernte entsprechende Samenquantum zu liefern, unter ungünstigen Verhältnisse sind jedoch bis 5 Jahre hierzu erforderlich.

Eine andere natürliche Vermehrungsweise als durch Samen, besitzt die Tanne unter normalen Verhältnissen nicht. Bei künstlichen Pfropfungen kann sie als Unterlage für andere *Abies*-Arten verwendet werden, und zeigt an der Veredelungsstelle eine so vollkommene Verwachsung der entsprechenden Gewebe, dass sich zwischen ihnen sogar Plasmaverbindungen ausbilden. Bei solchen Veredelungen bildet, wenn Seitenzweige als Pfropfreiser verwendet werden, nur ein Bruchteil der Pflanzen einen regelrechten Gipfeltrieb, bei dem die Dorsiventralität verschwindet.[3])

3. Gattung. **Picea Dietr.**

3. **Picea excelsa Lk., Fichte.** (Bearbeitet von Schröter und Kirchner.)

Die Fichte ist ein fakultativ symbiotropher, immergrüner Wipfelbaum. Sie ist der verbreitetste und am vielseitigsten verwendbare Nadelbaum Mitteleuropas, der häufigste und wichtigste Waldbaum unseres Gebietes. Mit der Tanne zusammen nimmt sie 22,6% des deutschen Forst-Areales ein[4]), im „mitteldeutschen Fichtengebiet" Borggreve's, der „hercynischen Fichtenwaldzone" Drudes (böhmisches Randgebirge, Thüringerwald, Harz) bedeckt sie 9/10 der gesamten Waldfläche. Als „Schattholzart" wird sie in dieser Hinsicht unter den Nadelhölzern nur von der Tanne und Eibe, unter den Laubhölzern von der Rot- und Weissbuche übertroffen. Sie erhält sich unter lichtem Schirm eine geraume Zeit, oft 15 und 20 Jahre, lebenskräftig; je mehr ihr der Standort zusagt, desto widerstandsfähiger ist sie gegen Lichtentzug; auf frischen, lehmreichen Böden hält sie in der

[1]) Badoux in Mitteil. der schweiz. Centralanstalt f. d. forstl. Versuchsw. Bd. 4. 1895. S. 252.

[2]) Schwappach in Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen. Bd. 27. 1895. S. 147.

[3]) E. Strasburger, Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. Bd. 36. 1901. S. 543.

[4]) Borggreve, B. Die Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der wichtigern Waldbaumarten innerhalb Deutschlands. Forschungen zur deutschen Landes- u. Volkskunde. Bd. 3. Heft 1. Stuttgart 1899.

frühesten Jugend unter dichter Grasüberdeckung und geschlossenem Buchenaufschlag (z. B. in der bayerischen Hochebene), sogar unter Buchenschirm (im bayerischen Wald) lange Zeit — bis zu 82 Jahren — aus, ohne die Fähigkeit zu normaler Weiterentwicklung einzubüssen. Auf diese Verhältnisse ist es wohl zurückzuführen, wenn berichtet wird,[1]) dass die Fichte in Ostpreussen und den russischen Ostseeprovinzen stärkere Beschattung ertragen könne, als im westlichen und südwestlichen Deutschland. Je weniger zusagend der Standort, desto lichtbedürftiger wird die Fichte, wie überhaupt jede Pflanze um so weniger Licht braucht, unter je günstigeren sonstigen Vegetationsbedingungen sie sich befindet. Diese Anspruchslosigkeit hinsichtlich des Lichtbedürfnisses findet ihren Ausdruck in der dichten Nadelstellung, der weit herabreichenden Beastung, bei der die unteren Äste die Beschattung durch die oberen ertragen, in dem Gedeihen in dichtem Schatten, in der Unduldsamkeit gegen lichtbedürftige Holzarten und in der verhältnismässig dünnen Borke des Stammes, der durch die dichte Krone bereits geschützt wird.

Die Transpirationsgrösse der Fichte beträgt auf 100 g Blatttrockensubstanz in 1 Jahr 20636 g Wasser (33), ist also bedeutend grösser als bei Weisstanne, Schwarzkiefer und Kiefer, aber viel geringer als bei der Lärche. Der Wassergehalt frischer 1jähriger Fichtennadeln beträgt durchschnittlich 61,65 % (18). Zu ihrem Gedeihen verlangt die Fichte feuchte Luft und einen gleichmässig durchfeuchteten Boden; ihr massenhaftes Auftreten in den höheren, mit grösserer Luftfeuchtigkeit ausgestatteten Bergregionen, an den nördlichen Seeküsten, ihr mangelhaftes Gedeihen an den lufttrockenen Orten der kontinentalen Tieflandsbezirke deuten auf ihren hohen Anspruch an Luftfeuchtigkeit hin. Der Bedarf an Bodenfeuchtigkeit kommt jenem der Buche nahe, er ist so gross, dass z. B. in den russischen Ostseeprovinzen die Fichte fast ausschliesslich in den sumpfigen Tiefebenen und Flussniederungen gefunden wird, und gerade auf solchem Boden ihre riesigsten Dimensionen erreicht (224). Raesfeldt[2]) berichtet, dass im bayerischen Wald die Fichte in den durch mässige, aber konstante Bodennässe charakterisierten Auwäldern ein sehr gesuchtes Holz erzeugt, das sich durch Gleichmässigkeit der Jahrringe auszeichnet und daher besonders für musikalische Instrumente geeignet ist.

Über das Wärmebedürfnis der Fichte liegen folgende Angaben vor. Die Jahres-Isotherme der Fichtengrenze ist nach A. Kerner[3]) 1.625 ° C; indessen macht in den Schweizer Alpen die Fichte vielfach erst bei niedrigeren Isothermen Halt, so am Gotthard bei 0,4 °, an der Grimsel bei 0,5 ° C. Nach Purkyne verlangt sie eine mittlere Julitemperatur von mindestens + 10 ° C und erträgt nicht über + 18,75 ° C mittlere Temperatur des Juli[4]) und nicht unter — 12,5 ° C mittlere Januartemperatur (224). Das Temperatur-Optimum liegt für die Atmung beblätterter Zweige nach Ziegenbein[5]) und Detmer[6]) bei 35 ° C, das Maximum

---

[1]) Guse in Zeitschrift f. Forst- und Jagdwesen. Bd. 12. 1880. S. 334.

[2]) v. Raesfeldt, Der Wald in Niederbayern nach seinen natürlichen Standortsverhältnissen. I. Der bayerische Wald. 13. Bericht des Bot. Ver. in Landshut. 1894.

[3]) Studien über die oberen Grenzen der Holzpflanzen in den österreichischen Alpen. II. Fichte. Österr. Revue. 1864. Bd. 2. S. 211. Bd. 3. S. 187.

[4]) Von Tursky (Referat im Botan. Jahresbericht, Bd. 7. Abt. 2. 1879. S. 307) wird als höchste ertragbare Mitteltemperatur des Juli für Russland 19 und sogar 19,5 ° C angegeben.

[5]) Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. 25. 1893. S. 563.

[6]) Ber. d. Deutschen Botan. Ges. Bd. 10. 1892. S. 536. — Die für die Tanne oben S. 78 angeführten Zahlen beziehen sich nicht auf diese, sondern auf die in Detmers Aufsatz als „*Abies*“ bezeichnete Fichte.

nach Ziegenbein bei 50, nach Detmer bei 45° C, das Minimum nach Jumelle[1]) bei — 10° C. Derselbe Autor gibt die untere Temperaturgrenze für die Assimilation als unterhalb — 40° C liegend an. Durch Winterkälte wird die Fichte selten geschädigt, durch Spätfröste leidet sie vorzugsweise in der Jugend (150).

In den Alpen und mitteldeutschen Gebirgen zieht der Baum nach Kerner (a. a. O.) die südwestlichen, südlichen, westlichen und südöstlichen Hänge den nordwestlichen, nördlichen, östlichen und nordöstlichen vor.

Was die Ansprüche der Fichte an die mineralischen Nährstoffe des Bodens anbelangt, so ergibt sich aus dem Reinaschengehalt ihrer Nadeln, welcher 2,4 bis 2,8 % der Trockensubstanz beträgt, sowie aus der Zusammensetzung der Holzasche, dass jene Ansprüche geringer als die der Tanne und der Lärche, aber grösser als die der gemeinen Kiefer sind. Durch die Holzernte von einem 100—120jährigen Fichtenwald werden dem Boden pro Jahr und Hektar 23—24 kg mineralische Nährstoffe, darunter 4—4,5 kg Kali und 1,4—2,5 kg Phosphorsäure entzogen (vergl. die Angaben für die Tanne S. 78 f.); in dem Bedürfnis nach Kalk, wovon unter denselben Verhältnissen von der Fichte 9—11 kg aufgenommen werden, übertrifft sie die Tanne bedeutend und stellt sich ungefähr der Rotbuche gleich, dagegen enthält sie bedeutend weniger Kali als die Tanne. Sonach sind humose, kalkhaltige Böden mit mässigem Ton- oder Lehmgehalt für das Gedeihen der Fichte ausreichend (18). Die geognostische Unterlage scheint ihr gleichgültig zu sein, man findet sie in kräftigem Wachstum auf Urgebirge, Kalkböden und Alluvialböden der verschiedensten Art, sofern nur der Boden weder arm noch trocken ist (150). Sie kommt auch auf ganz flachem felsigem Grund bei genügender Feuchtigkeit fort, bindigen Boden zieht sie, wenn er beschattet ist, dem lockeren vor, Humusreichtum ist ihrer Entwicklung förderlich. Auf armen Sand- und Kiesböden, sowie auf stark durchsäuertem Torfboden gedeiht sie nicht; auf letzterem nimmt sie in den Ostseeprovinzen die eigentümliche Form der „Sumpffichte" (s. unten S. 122) an. In ihrem Stickstoffbedürfnis unterscheidet sich die Fichte nicht erheblich von Tanne und Kiefer, denn nach den Berechnungen von E. Ebermayer[2]) bedarf sie bei mittlerer Produktion an Holz und Blättern pro Jahr und Hektar 38 kg Stickstoff (die Tanne 41, die Kiefer 34 kg).

Das gesamte Verbreitungsgebiet der *Picea excelsa* Lk., inbegriffen die nur als Abart zu betrachtende „Kontinental-Varietät" *P. obovata* Ledeb., erstreckt sich über folgende Bezirke (vgl. Fig. 36 für die Verbreitung in Europa):

In west-östlicher Richtung von den Pyrenäen bis zum Ochotskischen Meere (in Japan fehlt sie nach Mayr), in südnördlicher Richtung in Europa von den Pyrenäen (bei 42° 30′ n. Br.), den Euganëischen Bergen (bei 44° n. Br.), dem nördlichen Albanien, dem Sandschak Novibazar, den Gebirgen Bulgariens und von Mittelrussland unter 50—56° 30′ n. Br. bis 69° 30′ in Finnmarken; in Asien vom Thianschan, der Dsungarei, vom See Kuku-Nor (nach Przewalski) unter 37° n. Br. und vom Amurgebiet bis 69° 5′ am Jenisei. Die Fichte fehlt in Europa auf der iberischen Halbinsel, in Italien und Griechenland, im grössten Teil von Frankreich, auf den britischen und dänischen Inseln, in Belgien, den Niederlanden, Jütland und im westlichen und mittleren Teil der norddeutschen Ebene; im nordwestlichen deutschen Flachland und in Schleswig-Holstein war sie nach Weber und Knuth in vorgeschichtlicher Zeit verbreitet, wie Moorfunde beweisen. Drude (vgl. S. 101 Anm. 1) bezeichnet das Areal der Fichte mit Mb^1 = erweitertes mitteleuropäisch-boreales Areal; die gleiche Bezeichnung tragen *Sorbus aucuparia*, *Poa Chaixii*, *Polygonatum verticillatum*, *Circaea alpina*, *Campanula latifolia*, *Melampyrum silvaticum*.

[1]) Recherches physiologiques sur les lichens. Revue générale de botanique, tome 4. 1892. S. 49.

[2]) Physiologische Chemie der Pflanzen. Berlin 1882. S. 66.

In unserem Gebiet ist der nähere Verlauf der Grenze folgender. Von den Zentral-Pyrenäen streicht die Westgrenze gegen Nordosten durch Mittelfrankreich nach den Vogesen, deren Kamme sie folgt, dann läuft sie in nördlicher Richtung durch die Pfalz, schneidet den Rhein ungefähr unter 50° n. Br. und tritt in den Taunus ein, von wo aus sie einen gegen Nordwesten gerichteten Bogen durch Westfalen bildet und weiter gegen Norden, den Teutoburger Wald westlich lassend, zum Wesergebirge hinzieht, wo sie in der Gegend von Minden i. W. bei 52° 20′ ihren nördlichsten Punkt im westlichen Norddeutschland erreicht (224). Von hier geht die Grenzlinie in ostsüdöstlicher Richtung, südlich von Hannover über Hildesheim, Wolfenbüttel, Walbeck bei Ochtmersleben westlich von Magdeburg, dann ein Stück weit in nordsüdlicher Richtung über Halberstadt, Quedlinburg, Ballenstedt, Sangershausen, Weissenfels, Zeitz bis Altenburg, von dort unter zahlreichen Aus- und Einbiegungen in südwestlich-nordöstlicher Richtung über Borna, Rötha (südl. v. Leipzig), Wurzen, Schildau, Röderau, Elsterwerda,

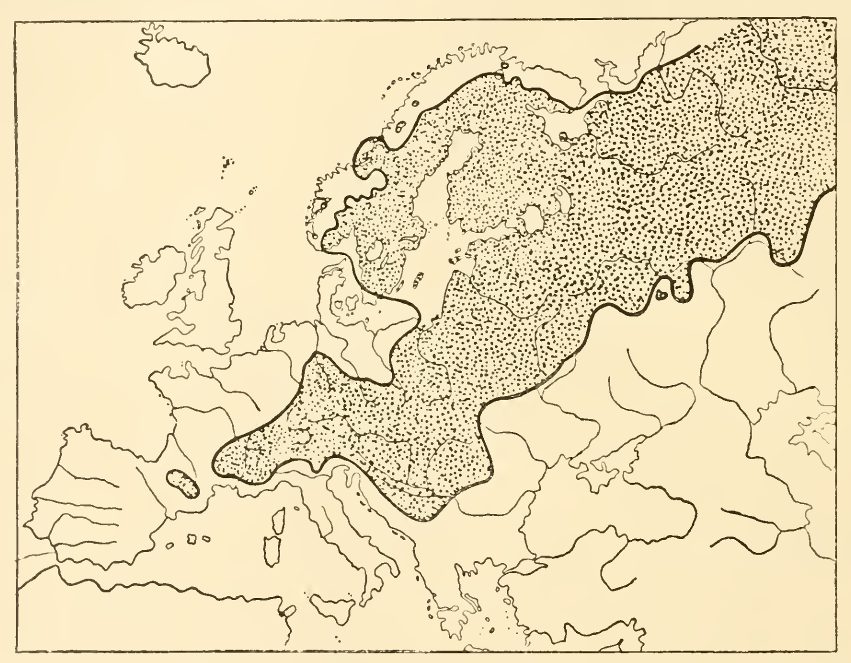


Fig. 36. Verbreitung der Fichte in Europa
(nach J. Holmboe, Planterester i Norske torvmyrer. Kristiania 1903).

Schlieben nach Kalau, Spremberg, Sorau, Züllichau und Ostrowo, schneidet ungefähr unter 52° n. Br. die preussisch-russische Grenze und verläuft dann etwa parallel zu derselben bis Gilgenberg in Ostpreussen, um von dort, zugleich wieder zur Westgrenze werdend, bei Elbing die Ostseeküste zu erreichen, von wo sie nach Südschweden übersetzt.[1])

Das deutsche Hügel- und Bergland hat fast in seiner ganzen Ausdehnung ursprünglichen Anteil an der Fichte; ausgenommen erscheinen einstweilen das Gebiet der Thüringer Saale nördlich vom 51° n. Br. mit anschliessendem Unstrut-Helme-Gebiet, und gewisse Strecken der niederrheinischen Hügelwaldungen,

[1]) Vgl. die Karte in: F. Höck, Nadelwaldflora Norddeutschlands. Forschungen zur deutschen Landes- und Volkskunde. Bd. 7. Heft 4. 1893. und in O. Drude, Der hercynische Florenbezirk. Leipzig 1902.

wo — wie an der Saale — die Laubwälder als ursprünglich anzusehen sind. Auch weite Strecken des von der Nordgrenze der Fichte umschlossenen Geländes haben im Innern sicherlich ursprünglich keine Fichtenbestände gehabt, so im Gebiet des Maines und im böhmischen Kessel[1]) (36). Eine ähnliche Anschauung über die starke künstliche Ausbreitung der Fichte ausserhalb ihres natürlichen Verbreitungsbezirkes finden wir auch bei Arn. Engler[2]), der für das Schweizerische Mittelland eine frühere stärkere Herrschaft des Laubwaldes und der Weisstanne gegenüber der Fichte wahrscheinlich zu machen sucht.[3]) Für Süddeutschland stellt R. Gradmann[4]) den Sachverhalt folgendermassen dar: „In einer Zeit, da der Urwald noch nicht durch mächtige Rodungen unterbrochen und zerstückt war, muss zwischen Fichte und Buche, die vermöge ihres geringen Lichtbedürfnisses allen andern Baumarten im Kampf um den Standort überlegen sind, ein unaufhörlicher Grenzstreit getobt haben. Fassen wir die gegenwärtigen Verbreitungsverhältnisse innerhalb Süddeutschlands als Ergebnis dieses Kampfes auf, so lassen sie sich auf folgende Regeln zurückführen. 1. In der Tiefregion bis zu 400 m aufwärts ist die Buche unbedingt und auf allen Bodenarten der Fichte überlegen; daher ist in dieser Region die Fichte nirgends einheimisch, trotzdem sie in der Kultur sich lebensfähig zeigt. 2. Auf den oberen Stufen der Bergregion ungefähr von 1000 m an, ist umgekehrt die Fichte unbedingt und auf allen Bodenarten überlegen; sie herrscht in dieser Höhe auch im Jura und in den Kalkalpen. 3. Die untere Bergregion zwischen 400 und 1000 m ist der eigentliche Schauplatz des Kampfes; für dessen Entscheidung gibt einerseits die Bodenbeschaffenheit, andererseits die Nachbarschaft unbedingter Nadelholzgebiete den Ausschlag. In ersterer Beziehung erlangt auf Sand und sandigem Lehm die Fichte ein entschiedenes Übergewicht, auf Kalkboden kann dagegen die Buche das Feld behaupten, wenn sie nicht unter dem Einfluss der starken Expansionsfähigkeit des Nadelwaldes (der Folge regelmässiger und reicherer Samenerzeugung) so zurückgedrängt wird, dass sie sich nur auf dem trockenen Kalkboden zu behaupten vermag.“ Auch im bayerischen Wald lässt sich dieser Kampf zwischen Buche und Fichte erkennen; „immer wieder tritt in einer gewissen Höhenregion derselbe Vorgang ein: anfangs scheinbar reiner Buchenaufschlag, kaum bemerkbar unter demselben einzelne kümmerliche Fichtenpflänzchen; nach Verlauf einiger Jahre dieselben Fichten im Begriffe, das Schirmdach der Buchen zu durchbrechen, endlich im Stangenholzalter die Fichten den herrschenden Bestand bildend und die Buchen zum Neben- und Unterbestand herabgedrückt“.[5]) In dem bekannten Sihlwald, der Stadtwaldung Zürichs am Abhang des Gebirgsrückens des Albis, liess sich der umgekehrte Vorgang feststellen: Ersatz eines Fichtenwaldes im Laufe einiger Jahrhunderte durch Buchenwald; es konnte hier aber nachgewiesen werden, dass dabei wirtschaftliche Eingriffe massgebend waren.[6]) Solche können andrerseits auch die Fichte begünstigen: Der Ebersberger Staatsforst zwischen München und Wasserburg (2636 ha zusammenhängendes Waldland) bestand bis zum Ende des 17. Jahrhunderts zu $^2/_3$ aus Eichenwald, zu $^1/_3$ aus Buchenwald mit vereinzelten Fichten; nach Durchforstung und Lichtung fand sich Fichtenanflug ein, der immer mehr überhand nahm und trotz aller dagegen angewandten Mittel schliesslich die Eichen und

---

[1]) Dagegen ist das Indigenat der Fichte im Harz trotz der gegenteiligen Ansicht von Hampe, André und Peter nach den Ausführungen von Drude (Der hercynische Florenbezirk. S. 495) wohl sichergestellt.

[2]) S. Anm. 1 auf S. 80.

[3]) Vergl. auch Berg in Allgem. Forst- und Jagdzeitung. Bd. 21. 1845. S. 297.

[4]) Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb. 2. Aufl. Tübingen 1900. Teil 1. S. 327.

[5]) v. Raesfeldt a. a. O.

[6]) Vergl. Meister, U. Die Stadtwaldungen von Zürich. 2. Aufl. Zürich 1903.

Buchen völlig verdrängte.[1]) Im Ostbalticum ist die Fichte überall in siegreichem Vordringen: sie unterdrückt, unterstützt durch den ihren Keimpflanzen günstigen Moosteppich, auf Neuland die zuerst sich ansiedelnden Birken, Erlen und Kiefern, sie ersetzt die von Menschen zerstörten Eichenwälder, folgt an den Uferstrecken den Weiden und Erlen, besiedelt auf flachgründigem Boden die „Kaddikheiden“ (Wachholdergebüsche), sobald die Schafweide ausgeschlossen wird, und kommt auf Flachmooren vor; sie fehlt nur auf Sandboden (wo die Kiefer herrscht) und an den nordöstlichen, östlichen und südöstlichen Hängen, wo es ihr zu trocken ist.[2]) Diese Expansionsfähigkeit der Fichte hat in Savoyen zu dem Volkswitz geführt, dass sie auf den Kaminen und selbst in den Kesseln der Bergbewohner wachsen würde, wenn man sie nicht ausrottete; dort sieht man in der Tat Fichten auf den Stroh- und Schindeldächern aufkeimen.[3]) In der hohen Tatra breitet sich *Picea* auf Kosten von *Abies* aus.[4])

Die Höhengrenze für das Vorkommen der Fichte ergibt sich aus folgenden Daten. In den Zentralpyrenäen erreicht sie 1300—1624 m, am Canigou 2411 m, am Mont Ventoux in Frankreich 1720 m. In der Schweiz beträgt die Höhengrenze im Jura (184) 1400 m; im Wallis (nach Jaccard) im Mittel 2000, im Maximum 2210 m; im Kant. Tessin (Imhof[5]), 19) im Mittel 1800, im Maximum 2200 m; im Berner Oberland (Imhof) im Mittel 1880—1980, im Maximum 2100 m; in der Zentral- und Ostschweiz (Imhof) im Mittel 1800—1880, im Maximum 2100 m; in den Voralpen (Imhof, Wartmann und Schlatter) im Mittel 1650—1780, im Maximum 1900, für alte tote Stöcke bis 2000 m. Für den Hauptzug der bayerischen Alpen ist die Grenze bei 1798 m festgestellt, für die österreichischen Alpen im allgemeinen gibt A. Kerner (a. a. O.) an:

	Nördl. Kalkalpen östl. der Enns	Nördl. Kalkalpen westl. vom Inn	Tiroler Zentral-alpen	Mittel
Mittlere Grenze der Krüppel	1695 m (Max. 1786)	1863 m (Max. 1941)	2005 m (Max. 2243)	
Mittlere Grenze vereinzelt. Hochstämme	1553 „ („ 1763)	1709 „ („ 1844)	1941 „ („ 2043)	
Mittlerer Abstand a) der Fichtenwaldgrenze von der oberen Grenze der Krüppel	278 „	270 „	148 „	232 m
b) der Fichtenwaldgrenze v. d. Fichtenbaumgrenze .	152 „	89 „	84 „	108 „
c) der Fichtenbaumgrenze v. d. Fichtenkrüppelgrenze	126 „	181 „	64 „	124 „

In Südtirol liegt die Höhengrenze bei 2075 m, in den Niederösterreichischen Alpen (nach Beck) bei 1629, für die Strauchform bei 1853 m. Die Fichtenwald-

[1]) Sendtner, O. Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns. München 1854. S. 474.

[2]) Klinge, J. in Baltische Wochenschrift für Landwirtschaft, Gewerbefleiss und Handel. Dorpat 1892.

[3]) Guinier in Société forest. de Franche Comté et Belfort. Besançon 1903.

[4]) Greisiger, M. nach Botan. Jahresbericht. Bd. 17. Abt. 2. 1889. S. 56.

[5]) Imhof, E. Die Waldgrenze in der Schweiz. Gerlands Beiträge zur Geophysik. Bd. 4. Heft 3. Leipzig 1900.

Grenze in den Karpathen und Siebenbürgen ist (nach Pax) in den Westkarpathen. Zentralkarpathen und der Niederen Tatra 1510 m, Babia Gora ca. 1290 m, nördl, Siebenbürgen 1600—1700 m, Transsilvan. Alpen 1800 m, Biharia und Mühlbachgebirge 1850 m.

Das Ansteigen der Fichten-Höhengrenze aus höheren in die niederen Breitengrade wird aus folgender Zusammenstellung Kerners (a. a. O.) ersichtlich.

	Nördl. Breite.	Fichtengrenze.	Nördl. Breite.	Fichtengrenze.	
	67°	0 m	56°	954 m	
	66°	253 „	55°	961 „	
	65°	442 „	54°	667 „	
	64°	544 „	53°	973 „	
Norwegen	63°	679 „	52°	979 „	Mitteldeutschland.
	62°	815 „	51°	1138 „	
	61°	964 „	50°	1280 „	Sudeten, Gesenke.
	60°	1027 „	49°	1437 „	Böhm. u. Bayr. Wald.
	59°	942 „	48°	1627 „	
	58°	948 „	47°	1833 „	Alpen.
	57°	948 „	46°	2117 „	

Aus diesen und andern Angaben von Kerner, Sendtner und Willkomm lassen sich folgende Ergebnisse über den Einfluss verschiedener Faktoren auf die Lage der oberen Fichtengrenze ableiten. Sie wird nach oben verschoben: in grossen Massenerhebungen; von Norden nach Süden; durch günstige Exposition (besonders SW und S, weniger SO und W), sodass z. B. in den österreichischen Alpen der Unterschied zwischen der günstigsten (SW) und der ungünstigsten (NO) Lage im Mittel 198 m beträgt. Herabgedrückt wird die Fichtengrenze: von Süden nach Norden; von den Massenerhebungen nach aussen; durch ungünstige Exposition (besonders NO und N, weniger NW und O); durch die Nähe ausgedehnter kontinentaler Flächen mit trocknen Sommern — so erklärt sich das Herabsinken der Grenze in den östlichen Alpen.

Die Fichte ist im Norden ein Baum der Ebene, in Mittel- und Südeuropa ein ausgesprochener Gebirgsbaum, dessen untere Grenze in den östlichen Ausläufern der nördlichen Karpathen nach Kerner bei 300 m liegt, sich in den östlichen Karpathen im Mittel auf 885 m, im Bihariagebirge (unter dem Einfluss des nahen ungarischen Tieflandes) bis 1192 m erhebt und in den südlichen Alpen zwischen 948 und 1264 m gelegen ist. Aber auch für Deutschland stellt Drude das obere Bergland und die subalpinen Formationen als „unbestrittene Heimat der Fichte" hin, und für Österreich charakterisiert Wessely[1]) die Rolle der Fichte als „die Holzart aller Holzarten in den Alpen. In den eigentlichen Hochbergen bildet sie sozusagen allein alle Forste; was man hier schlechthin Holz heisst, ist jederzeit Fichte. Dieser unschätzbare Waldbaum ist in diesen Hochgebirgsforsten, was der schlichte Landmann im Staat; der prunklose, aber unentbehrliche „gemeine Mann", der im einzelnen nur wenig beachtet und durch nichts hervorragend, darum auch öfter über die Achsel angesehen, gleichwohl durch seine vielseitige Brauchbarkeit wie durch seine ungeheure Zahl die Grundkraft der ganzen Gesellschaft bildet." Ähnlich spricht sich Christ (19) über das Verhalten der Fichte in der Schweiz aus: „Der Hauptwaldbaum der Bergregion unseres Gebietes ist die Rottanne — sie steigt herunter bis in die Täler und bildet im grossen ganzen auch die obere Baumgrenze: so weit nicht die Buche in den unteren Lagen eingreift, bildet sie den Hauptbestand und über weite Strecken

[1]) Die österreichischen Alpenländer. Wien 1853.

unserer Alpen ganz reine ungemischte Bestände. Sie gibt den Abhängen unserer Berge den ernsten, oft düsteren Charakter, zu dem das glänzende Grün und das strahlende Licht der höher sich ausdehnenden Alpen in freundlichen Gegensatz tritt. Nur im Zentralalpengebiet von Wallis und Graubünden machen dieser Alleinherrscherin im Alpenwalde die Lärche und die Arve den Rang streitig, ohne sie jedoch ganz zu verdrängen, und auf dem Jura wird sie in der tiefern Lage, von 700—1300 m, ersetzt durch die Weisstanne, und erscheint nur als subalpine Waldgrenze über dem breitern Weisstannengürtel auf den höchsten Rücken."

In mannigfaltiger Form tritt die Fichte als Bestandteil von Waldformationen auf. Im Gebiete des „hercynischen Florenbezirkes"[1]) spielt sie nach der Darstellung von Drude folgende Rolle: Dem Kiefernwald der norddeutschen Niederung mischt sie sich in kümmerlichen Exemplaren bei, den Auwald der Überschwemmungszone der Flüsse bildet sie oft vorherrschend, aber nur in der Bergregion (mit Sphagneten und *Vaccinium uliginosum* nebst *Listera cordata, Carex pauciflora, Coralliorrhiza innata, Calamagrostis Halleriana, Luzula silvatica*); den Auewäldern der Niederung fehlt sie, kommt dagegen in den Bruchwäldern und Waldmooren vor. Herrschend tritt sie auf in den „oberen hercynischen Fichtenwäldern" bis zur Baumgrenze; als Begleiter dieser reinen Bergfichtenwälder Mitteldeutschlands finden sich *Sorbus aucuparia* auf Felsen, *Calamagrostis Halleriana*, montane Farne, die gewöhnlichen *Vaccinien* mit *Oxalis Acetosella, Pirola uniflora* und *Melampyrum silvaticum*, an nassen Stellen *Mulgedium alpinum*; ferner *Monotropa Hypopitys, Epipactis latifolia, Polygonatum verticillatum, Majanthemum bifolium, Epilobium montanum, Phyteuma spicatum, Arnica montana, Solidago Virgaurea, Gnaphalium silvaticum, Senecio Fuchsii, Myosotis silvatica, Geranium silvaticum, Actaea spicata, Silene inflata*; hiezu die montan-alpinen Arten *Ranunculus platanifolius, Rumex arifolius, Digitalis purpurea, Prenanthes purpurea, Homogyne alpina, Soldanella montana* und *Doronicum austriacum*. „Meilenweit erstrecken sich von 600 m Höhe an, von 800—1000 m zur Alleinherrschaft in den Mittelgebirgen gelangend, diese dunkelgrünen und nebelfeuchten Fichtenwaldungen im Harz, Thüringerwald und Erzgebirge, Riesengebirge und Altvatergebirge, ebenso im Böhmerwald. Auch in den Alpen ist derselbe monotone Wald, gleichsam eine Sperre zwischen die beiden reichen Floren der Hügel- und Hochgebirgsregion einschiebend, mit seiner nur in Moosen und Farnen mannigfachen Vegetation, an Blütenpflanzen unglaublich arm. Mit Ausnahme der des Lichtes nicht bedürftigen Korallenwurz, die zwischen verwesenden Fichtennadeln ihren zierlichen, korallenähnlichen Wurzelstock entfaltet, ist kaum eine dem Fichtenwald eigentümliche Blütenpflanze zu nennen."

In dem weiten Umkreis des Landes vom Harz bis zu den Karpathen und Westalpen kommen aber doch mehr Verschiedenheiten vor, als nach diesem Ausspruch zu erwarten wären, und besonders sind es die mit quelligem Moos (*Plagiothecium undulatum, Hypnum Crista castrensis, Hylocomium triquetrum* und *H. splendens*) bedeckten Fichtenwaldgründe, in denen mit *Crepis paludosa* die zierliche *Listera cordata* wächst, *Streptopus* seine verzweigten Stengel flach ausbreitet, *Prenanthes purpurea* neben *Majanthemum bifolium* und *Polygonatum verticillatum* steht; unter den Farnen ist *Athyrium alpestre* neben dem gemeinen *A. Filix femina* charakteristisch (36). Gradmann gibt (a. a. O.) vom Tannwald (d. h. *Picea excelsa* und *Abies alba*) der Schwäbischen Alb folgende Formationsliste: *Aspidium Filix mas, Athyrium Filix femina, Pteridium aquilinum; Milium*

[1]) Derselbe umfasst alle sächsischen Lande und thüringischen Fürstentümer, Hessen-Kassel, das südliche Hannover, ferner Braunschweig, Anhalt und das Magdeburger Land, etwa 1500 geogr. Quadratmeilen Landes im Herzen Deutschlands.

effusum, Luzula pilosa, Phyteuma spicatum, Polygonatum verticillatum, Hieracium murorum, Prenanthes purpurea, Majanthemum bifolium, Oxalis Acetosella, Anemone nemorosa, Hedera Helix; Musci; Fungi; Monotropa Hypopitys. Nach der Schilderung von Warming (205) fehlt im Fichtenwalde das Unterholz, in den dunkelsten Wäldern ist der Boden oft ganz nackt, indem nur einige spärlich entwickelte Moose auf der dichten, oft mehrere cm dicken Nadeldecke gedeihen, aus der sich im Herbste Scharen von Hutpilzen entwickeln. Wo das Licht reichlicher ist, werden die Moose üppiger, die Bodenvegetation kann in guten Wäldern eine zusammenhängende, dichte, gleichförmige, grüne, weiche Moosmatte werden. In die Moosdecke und den losen Boden sind oft Blütenpflanzen eingestreut, viele mit kriechenden Rhizomen (*Oxalis Acetosella, Trientalis europaea, Circaea, Vaccinium Myrtillus, V. Vitis idaea, Anemone*-Arten, *Viola silvatica, Linnaea, Pirola*-Arten, Farne, Bärlappe u. s. w.). Sendtner (a. a. O.) findet für den Fichtenwald Südbayerns folgende Gewäche charakteristisch: *Cardamine impatiens, C. silvatica, Dentaria enneaphyllos, Lunaria rediviva, Viola silvestris, Oxalis Acetosella, Chrysosplenium alternifolium, Chaerophyllum hirsutum, Linnaea borealis, Senecio nemorensis, Pirola secunda, P. uniflora, Monotropa Hypopitys, Melampyrum silvaticum, Euphorbia amygdaloides, Mercurialis perennis, Neottia Nidus avis, Goodyera repens, Polygonatum verticillatum, Luzula pilosa, Carex leporina, Bromus asper, Aspidium spinulosum.* Für die Flechten ist der Fichtenwald meist zu dunkel, doch auf magerem Boden und in höheren Gebirgen hängt *Usnea* in langen Bärten von den Zweigen herab und verleiht dem Wald ein eigentümliches Gepräge.

In den luftfeuchten Gebieten der Hochmoorzone der Voralpen wird der Fichtenwald manchmal durch das Überhandnehmen der Torfmoose (*Sphagnum*-Arten) bedroht; in der Flyschzone des Kantons Unterwalden von Sarnen bis Flühli (1100—1753 m) sind solche vermoosende Fichtenwälder, mit der Hochmoorföhre (*Pinus montana* var. *uncinata*) und *Rhododendron ferrugineum* vergesellschaftet, sehr häufig.[1])

Herrliche Bilder bietet der Fichtenwald in den Alpen; sie sind z. B. für das Puschlav, jenes südliche, vom Bernina ins Veltlin führende Alpental, geschildert: „Ernst und feierlich stehen die stillen Bergfichten, dicht behangen mit üppigen, greisenhaften Flechtenbärten. Wie mit Gigantenarmen klammern sie sich mit sehnigen Wurzeln an die Felsen der Blockwildnis, die sie siegreich bezwangen. Ein schwellender Moosteppich giesst sich in grünen Kaskaden von Block zu Block, mit feinen Ranken durchspinnt ihn die liebliche *Linnaea borealis.* Scharenweise drängen sich ihre zierlichen rötlichweisen Blütenglöckchen, das smaragdene Dunkel anmutig erhellend; über ihnen hängt die Alpenrebe (*Atragene*) ihre grossen blauen Glocken an den Felsen auf. Das helle Moosgrün wird kräftig schattiert durch das Dunkelgrün der Preiselbeerrasen, aus denen hin und wieder in leuchtendem Rubinrot ein pilzbefallener Zweig (mit *Exobasidium Vaccinii*) hervorschimmert“ (Sch.).

Wirkliche Fichten-Urwälder, von Menschenhand gänzlich unberührt, schildert H. R. Göppert[2]) aus Schlesien und dem Böhmerwald. In Schlesien fand er in der Grafschaft Glatz auf dem 1100 m hohen Fromberg in der Herrschaft Seitenberg bei Landeck einen Fichten-Urwald mit *Sorbus aucuparia, Salix silesiaca* und *Lonicera nigra* als Unterholz, dazwischen hohe Stauden der montanen Region (*Athyrium alpestre, Luzula maxima*); charakteristisch für die Urwaldnatur ist das reihenweise Auftreten junger Fichten auf den vermoderten Stämmen gefallener

[1]) Vgl. Christ, H. Ob dem Kernwald. Basel 1869. S. 168.

[2]) Nova Acta Acad. Leop.-Carol. Bd. 34. Dresden 1868. — Vergl. auch Arn. Engler, Der Urwald bei Schattawa im Böhmerwald. Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen. 1904. Heft 7.

Riesen, und die Bildung zahlreicher Stelzenfichten. Noch grossartiger sind die Urwälder im Böhmerwald auf den Gütern des Fürsten Schwarzenberg; ihr Gesamtareal wurde 1868 auf 33000 Joch (= 18810 ha) geschätzt, von denen 3200 Joch (= 1824 ha) nach einer hochherzigen Verfügung des Besitzers für alle Zeiten unberührt bleiben sollen.

Mehrfach wird die Tatsache, dass die Fichte im Heideboden nicht gedeiht, dem Umstande zugeschrieben, dass der Wurzelfilz der *Calluna* für die Entwickelung der flach streichenden Wurzeln der jungen Fichten hinderlich sei, indessen ist das schlechte Gedeihen der Fichte auf altem Heideboden nach P. E. Müller[1]) dem Mangel an assimilierbarem Stickstoff zuzuschreiben. „Auf einem stickstoffarmen Boden treffen die ausschliesslich mit ektotrophen (nicht Stickstoff assimilierenden) Mykorrhizen ausgestatteten Fichten zusammen mit einer äusserst reichen Pilzflora in Verbindung mit einer Flora phanerogamer Pflanzen, die durch ihre endotrophen Mykorrhizen möglicher Weise für den Kampf mit den Pilzen um den spärlich vorhandenen assimilierbaren Stickstoff besonders ausgerüstet sind: da muss natürlich diese Holzart unterliegen.“

Einen sehr günstigen Einfluss auf die Jugendentwicklung der Fichte soll dagegen nach den Untersuchungen von H. Reuss[2]) der bisher als eines der lästigsten Forstunkäuter angesehene Besenstrauch (*Sarothamnus scoparius*) ausüben, wenn er in unmittelbarer Nachbarschaft wächst; junge, zwischen Besensträucher gepflanzte Fichten zeigten nach dem 4. Jahre grössere Üppigkeit der Benadelung, lebhaftere Färbung und kräftigere Triebe, als ebenso, aber für sich allein gezogene Pflanzen. Dieses Ergebnis wird von dem Versuchsansteller auf den Einfluss der an den *Sarothamnus*-Wurzeln reichlich entwickelten Bakterienknöllchen zurückgeführt, welche den benachbarten Boden mit Stickstoffverbindungen bereicherten. Von ähnlich günstigem Einfluss auf das Gedeihen der Fichte ist nach den Untersuchungen von P. E. Müller (a. a. O.) ihre Vergesellschaftung mit der Bergföhre. Dieser Beobachter fand, dass auf den alten jütländischen Heideböden die Fichte zu Grunde geht und ihr Verschwinden weder durch Düngung mit Kali, Kalk oder Phosphorsäure, noch durch Kulturen aufgehalten werden kann, wohl aber durch Zwischenpflanzungen von *Pinus montana*; vermutlich ist deren von Moeller aufgefundene, neben der gewöhnlichen ektotrophen auftretende, dichotome und endotrophe Mykorrhizaform imstande, den atmosphärischen Stickstoff zu verarbeiten, und verbessert so den Boden auch zu Gunsten der Fichte. Dass Gründüngung mit Papilionaceen denselben Erfolg hat, ist begreiflich.[3])

Die Keimfähigkeit der Fichtensamen beträgt (bei Handelsware) durchschnittlich 70 %, sie war nach Versuchen von H. Reuss[4]) bei 4jährigen Samen auf 38 % gesunken, aber doch bereits bei 3jährigen Samen so niedrig, dass die praktische Verwendung noch älterer Samen nicht ratsam ist. In Schweden gesammelte Samen unterschieden sich nach A. Petermann[5]) von solchen südlicherer Abstammung nicht nur durch höheres Durchschnittsgewicht, sondern auch durch grössere Keimungsenergie und höhere Keimfähigkeit. Am besten geht die Keimung bei Temperaturen von 17,5—20 ° C vor sich[6]), während eine intermittierende Erhöhung der Keimtemperatur auf 25 oder 30 ° C den Vorgang

---

[1]) Über das Verhältnis der Bergkiefer zur Fichte in den jütländischen Heidekulturen. Naturwiss. Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft. Bd. 1. 1903. S. 289.

[2]) Weisskirchener Forstliche Blätter. Heft 2. 1903. S. 117—136.

[3]) Koch, Düngung durch lebende Papilionaceen. Allgem. Forst- u. Jagdzeitung. Bd. 78. 1902. S. 11.

[4]) Centralblatt f. d. gesamte Forstwissenschaft. Bd. 10. 1884. S. 65.

[5]) Nach Botan. Jahresber. Bd. 5. 1877. S. 880.

[6]) Jaschnow, L. nach Botan. Jahresber. Bd. 13, Abt. 1. 1885. S. 20.

hemmend beeinflusst[1]). Das Temperaturminimum für die Keimung liegt bei 7—11° C., das Optimum in der Nähe von 19° C, beide Kardinalpunkte, sowie auch das Maximum fallen für solche Samen, welche aus tieferen und wärmeren Lagen herstammen, höher als für die aus kälteren Gegenden (36). Die aus dem mittleren Teile des Zapfens entnommenen Samen besitzen nach F. Nobbe[2]) das höchste Gewicht und die höchste Keimfähigkeit. Bei den Aussaatversuchen von A. Bühler[3]) lieferten grössere Samen im allgemeinen kräftigere Pflanzen, kleinere Samen einen geringeren Prozentsatz von Keimlingen. Derselbe Beobachter fand, dass Bedeckung mit Humusboden auf den Keimungsvorgang günstig wirkt, und dass eine Bedeckung der Samen in der Höhe von 15—20 mm am vorteilhaftesten ist.

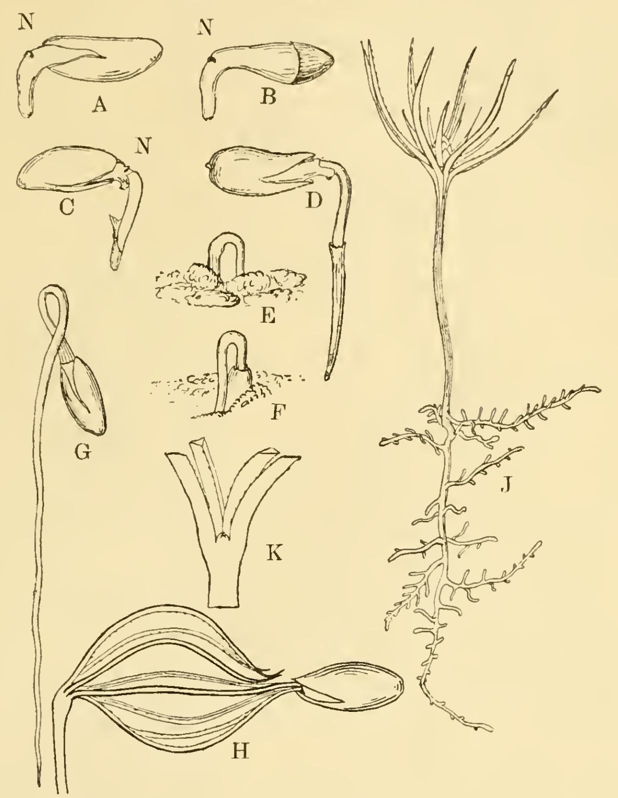


Fig. 37. *Picea excelsa*, Keimung der Samen.
A erstes Heraustreten des Würzelchens aus der Samenschale, bei N die herausgestülpte Spitze des Knospenkernes, die „Kernwarze“: das Würzelchen ist noch völlig eingehüllt von der mitwachsenden Knospenkernhaut. B dasselbe nach Entfernung der Samenschale; die Kappe am hinteren Ende entspricht der Verwachsungsstelle zwischen Samenschale und Knospenkern, die übrige Partie des Knospenkernes ist frei. C Streckung des Würzelchens, Sprengung der Kernhaut. D dasselbe, weiter vorgeschritten. E, F Herausziehen der Kotyledonen aus der Samenschale bei Aussaat in der Erde. G etwas späteres Stadium als F bei Keimung in Fliesspapier. H Abwerfen der Samenschale und beginnende Entfaltung der Kotyledonen. J Keimling nach dem 1. Jahr; über dem Wirtel der herablaufenden und in eine kurze gemeinschaftliche Scheide verwachsenen Kotyledonen sitzen die Primärblätter und die Terminalknospe; eine epikotyle Streckung hat hier nicht stattgefunden. K Längsschnitt durch die Spitze des jungen Keimlings.
A—D 4 : 1, E—J 2 : 1, K 8 : 1. (Orig. Sch.)

Die Keimung (Fig. 37) erfolgt im wesentlichen unter denselben Erscheinungen, wie bei der Tanne. Das heraustretende und sich abwärts wendende Keimwürzelchen ist anfänglich noch von der mitwachsenden Haut des Knospenkernes[4]) vollkommen eingehüllt und trägt das dunkle Spitzchen desselben an sich. Bei der weiteren Streckung des Würzelchens wird die Haut des Knospenkernes zerrissen, ihr unterer Teil

[1]) Jaschnow a. a. O. — Kinzel, W. in Landwirtsch. Versuchs-Stationen. Bd. 54. 1900. S. 134.

[2]) Tharander forstl. Jahrbuch. 1881. Heft 1.

[3]) Mitteil. der Schweiz. Centralanstalt f. d. forstl. Versuchswesen. Bd. 1. 1891. S. 87.

[4]) Dieser Rest des Knospenkernes ist vermutlich dasselbe, was Sachs-Goebel (Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie. Leipzig 1882. S. 358) als „Embryosack“ bezeichnen.

haftet noch eine Zeit lang als Überzug an der Wurzel. Infolge der Streckung der Kotyledonen treten diese mit ihrem Basalende aus dem Endosperm hervor, mit dem sie an ihrer Spitze noch so lange in Berührung bleiben, bis seine Reservestoffe in sie übergeführt sind; durch Verlängerung des knieförmigen Hypokotyls werden die Kotyledonen endlich aus der Samenschale herausgezogen, die meist mit über den Erdboden heraustritt, dann streckt sich das Hypokotyl grade und die Kotyledonen treten auseinander. Im Frühjahr laufen die Samen 4—5 Wochen nach der Aussaat auf. Auch bei der Keimung im Finstern ergrünen Hypokotyl und Kotyledonen mit Ausnahme von 4 % etioliert bleibenden Keimpflanzen[2]). Solche Keimlinge hielten sich im Dunkeln noch 9 Wochen lang lebend (6).

Die Keimpflanze besitzt 6—10, meistens 8—9 bogig aufwärts gekrümmte, 12—15 mm lange Kotyledonen, welche an der Basis zu einer ganz kurzen, gemeinschaftlichen Scheide erwachsen sind (Fig. 37, J); diese dient wohl zum Schutze der Knospe. Der einzelne Kotyledon ist dreikantig, eine Kante ist nach oben gewendet, und diese, aber nur diese, mit feinen Stachelchen besetzt (Fig. 37, H—K); Spaltöffnungen finden sich nur auf den beiden inneren Flächen, die äussere ist vollkommen spaltöffnungsfrei, was mit ihrer Funktion als Saugfläche zusammenhängen mag; die Kotyledonen liegen ja mit dieser Fläche dem aufzusaugenden Endosperm an (Fig. 37, G). Die Basalpartie der Kotyledonen färbt sich, so weit ihre scheidenartige Verwachsung reicht, sehr bald braun und grenzt sich scharf gegen die grüne Nadel ab. Am Ende des 2. Jahres beginnen die Kotyledonen abzufallen, indem sich die ganze gebräunte Basalpartie in Streifen loslöst; ein stehen bleibendes Blattkissen existiert hier nicht. Auch in diesem Punkt zeigen die Kotyledonen eine geringere Differenzierung als die Primär- und Folgeblätter. An 3jährigen Sämlingen sind die Kotyledonen spurlos verschwunden. Der anatomische Bau der Kotyledonen zeigt einen sehr primitiven Typus: Harzgänge fehlen durchaus, die Gefässbündelscheide ist weniger scharf ausgeprägt als später, das Transfusionsgewebe fehlt, und ebenso jede Andeutung von subepidermaler Stereïdenschicht (Fig. 38).

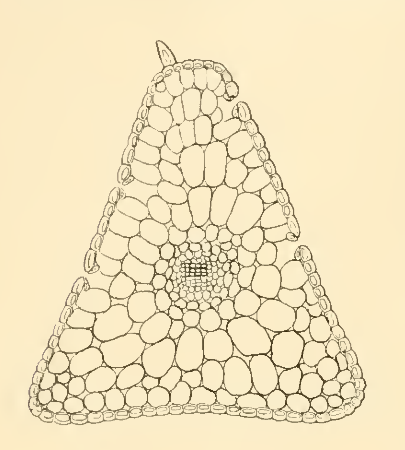


Fig. 38. *Picea excelsa.* Querschnitt durch einen Kotyledon. 100 : 1. (Orig. Sch.)

Der erste Jahrestrieb über dem Keimblattquirl ist in der Regel 2—3 cm lang, bräunlich-weiss gefärbt. Die an ihm stehenden Primärnadeln sind von den Nadeln der allmählich entstehenden Folgeform, wie auch von den Kotyledonen deutlich verschieden: sie sind flachgedrückt vierkantig, die obere und untere Kante aber stark gerundet, ihr Querschnitt hat die Gestalt eines Rhombus mit quer gestellter längerer Achse. Die Stachelchen treten hier ausser auf der oberen Kante auch auf den beiden Seitenkanten, seltener auf der unteren Kante auf; sie konzentrieren sich mehr und mehr auf den oberen Teil der Nadel. Harzgänge sind gewöhnlich zu 2, einer unter jeder Seitenkante, vorhanden; an der oberen und unteren Kante tritt selten eine erste Andeutung von subepidermalem mechanischem Gewebe auf (Fig. 45, S. 125). Die Differenzierung des Blattkissens und des Blattgelenkes ist hier schon völlig durchgeführt (Fig. 44). Die Primärnadeln des 1. Jahrestriebes dauern länger aus, als die Kotyledonen, sie sind im 3. Jahr noch vorhanden. Hin und wieder unterbleibt die Bildung eines Triebes im 1. Jahr

[2]) J. Wiesner. Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze. Wien 1877.

vollständig, dann treten unmittelbar über den Kotyledonen Knospenschuppen auf (Fig. 37. J); wodurch dieses Verhalten bedingt wird, ist nicht bekannt. Schon aus dem 1. Jahrestrieb können sich am unteren und mittleren Teil Seitenknospen entwickeln, die entweder als schlafende Augen sich verhalten, oder zu kurzen benadelten Ästchen auswachsen können; auch kleine „Quirlastknospen" (1—2) kommen vor. In der Regel beginnt die Bildung von Astquirlen erst im 3. oder 4. Lebensjahr des jungen Pflänzchens.

Das Höhenwachstum des Stammes gestaltet sich im jugendlichen Alter nach den Untersuchungen von Flury[1]) an 213 Exemplaren auf fruchtbarem Lehmboden (I. Bonität) in 670 m üb. M. folgendermassen:

	grosse		mittlere		kleine Exemplare		
Alter	Höhe	Zuwachs	Höhe	Zuwachs	Höhe	Zuwachs	— in cm
1 Jahr	6	—	5	—	3	—	
2 „	14	8	11	6	7	4	
3 „	22	8	16	5	11	4	
4 „	35	13	24	8	18	7	
5 „	49	14	34	10	26	8	
6 „	59	10	39	5	33	7	
7 „	89	30	57	22	51	18	
8 „	113	24	70	13	63	12	
9 „	138	25	102	32	95	32	

Die Reihenfolge der untersuchten Nadelhölzer nach der Raschwüchsigkeit in der Jugend war folgende: Lärche, Kiefer, Schwarzkiefer, Weymouthskiefer, Fichte, Bergkiefer, Tanne, Arve.

Die Fichte besitzt ein oft sehr weit ausstreichendes, tellerförmiges Wurzelsystem ohne abwärts dringende Hauptwurzel; sie ist eine flachwurzelige Holzart und wird deshalb leicht vom Sturm geworfen. Anfänglich sind die Seitenwurzeln hypotroph, indem auf der Oberseite fast kein Holz gebildet wird, später, wenn mit der Zeit das Gewicht des ganzen Stammes auf der Unterseite der flachstreichenden Wurzeln ruht, unterbleibt auf dieser die Holzbildung fast ganz, und die Wurzel geht zur Epitrophie über.[2]) An 6 Monate alten Pflanzen stellte Nobbe (57) die Anzahl aller Wurzelfasern auf 253, ihre Gesamtlänge auf 1941 mm, und ihre gesamte Oberfläche auf ein Quadrat von 64,33 mm Seite fest; hiernach steht die Wurzelentwicklung junger Fichten sehr erheblich gegen die der Kiefern zurück, übertrifft aber diejenige der Tanne nicht unbedeutend (vgl. S. 82). Das Überwiegen der unterirdischen Entwicklung im Verhältnis derjenigen der oberirdischen Organe trat bedeutend stärker hervor als bei der Tanne, nämlich im Verhältnis von 267 : 100 (bei der Tanne 169 : 100) erreichte aber bei weitem nicht den Betrag, wie bei der Kiefer (477 : 100). Der Einfluss der Bodenbeschaffenheit auf die Wurzelentwicklung tritt in Versuchen von Ter-Sarkisow[3]) hervor; hier betrug an 4 Monate alten, in Töpfen gezogenen Sämlingen:

	die Zahl	die Länge der Wurzeln
in Sandboden	218	466 mm
„ Lehmboden	75	188 „
„ Humusboden	68	179 „

Die Saugwurzeln der Fichte reagieren infolge einer Ausscheidung von primärem Kaliumphosphat stark sauer.[4])

[1]) Mitteil. d. Schweizerischen Centralanstalt f. d. forstl. Versuchswesen. Bd. 4. 1895. S. 196.

[2]) Mayr, H. in Botan. Centralblatt. Bd. 20. 1884. S. 23 ff.

[3]) Botan. Jahresbericht. Bd. 11. Abt. 1. 1883. S. 41.

[4]) Czapek, F. in Berichten d. Deutschen Botan. Gesellsch. Bd. 14. 1896. S. 29.

Junge Fichtenpflanzen beanspruchen nach den Untersuchungen von L. Dulk[1]) die mineralischen Bodennährstoffe in viel höherem Grade, als der Fichtenhochwald, denn sie entziehen dem Boden 3—7 mal so viel Phosphorsäure, 2½—7 mal so viel Kali und 2—4mal so viel Kalk. Auch bei erwachsenen Bäumen ist der Aschengehalt junger Zweige grösser als der von alten Zweigen, wie aus folgenden Angaben von Grete[2]) hervorgeht. Fichtentriebe, gesammelt im Herbst 1889, enthielten:

	H_2O	N	Asche	P_2O_5	CaO	MgO	K_2O	$Al_2O_3 + Fe_2O_3$	SO_3
	%	%	%	%	%	%	%	%	%
1jähr. Trieb (1889)	6,72	1,023	3,424	0,373	0,940	0,210	0,740	0,027	0,122
2jähr. „ (1888)	7,43	0,634	2,346	0,219	0,752	0,100	0,418	0,032	0,068
3jähr. „ (1887)	7,61	0,420	1,735	0,147	0,632	0,085	0,260	0,043	0,046
4jähr. „ (1886)	7,70	0,353	1,760	0,110	0,635	0,086	0,200	0,062	0,030
5jähr. „ (1885)	7,62	0,271	1,734	0,075	0,575	0,070	0,173	0,071	0,046

Es nimmt also sowohl der Stickstoffgehalt, wie der Mineralstoffgehalt der Zweige mit zunehmendem Alter ab.

Nach A. Engler (19) ist — auf dem frischen, etwas bindigen, kalkhaltigen fruchtbaren Lehmboden des Versuchsfeldes Adlisberg bei Zürich in 670 m Höhe — die Wurzelverzweigung in der Jugend eine ziemlich feine. Die Saugwurzeln 3- und 4jähriger Pflanzen gehören der 4.—5. Verzweigungsordnung an; im Frühling und Herbst entwickeln sich lange Triebwurzeln, aus denen erst später feinere Wurzeln hervorbrechen; vom Spätherbst an erscheinen die Trieb- und Saugwurzeln bis auf ein kurzes helleres Spitzchen gebräunt. Diese oberflächlich gelegenen braunen Zellschichten, die sich von der übrigen Wurzelrinde etwas abheben, schliessen mit dieser isolierende Luftschichten ein, welche die Wurzel vor zu starker Abkühlung und zu frühzeitiger Erwärmung schützen. Die Bildung der Triebwurzeln einerseits, der Saugwurzeln andererseits erfolgt in alternierenden Perioden: die Triebwurzeln wachsen vorzugsweise im Frühjahr und Frühsommer; wenn sie sich zu bräunen beginnen, gewöhnlich erst vom Juni ab, dann treten von hinten an die Saugwurzeln auf; in der 2. Wachstumsperiode der Wurzeln Ende September und Oktober bilden sich wiederum lange Triebwurzeln, an denen sich vor dem nächsten Frühjahr nur wenige Saugwurzeln entwickeln. Auch O. Petersen[3]) fand in Kopenhagen zwei Perioden des Wurzelwachstumes, eine im April und eine vom September bis Oktober bei 2—5jährigen Pflanzen, im Mai und August—September bei alten Bäumen; die Cambiumtätigkeit in den Wurzeln älterer Bäume dauerte von Juli bis September. Die Saugwurzeln sind meist Mykorrhizen. Wurzelhaare sind vorwiegend an den gebräunten, aber noch unverkorkten und unverholzten Teilen der Triebwurzeln vorhanden; man kann sie hier zu jeder Jahreszeit beobachten. An den Saugwurzeln finden sie sich ziemlich selten (19).

Die Mykorrhize der Fichte ist zuerst von Frank[4]) beobachtet worden; sie ist ektotroph und im wesentlichen von demselben Bau, wie die der Tanne (vgl. Fig. 20, S. 83). Dichotome Mykorrhizen, wie bei den Kieferarten, finden sich bei der Fichte eben so wenig, wie endotrophe.[5]) Engler (19) fand in

[1]) Monatsschrift für Forst- und Jagdwesen. 1874. S. 289.

[2]) Mitteilungen der Schweiz. Centralanstalt f. d. forstl. Versuchswesen. Bd. 1. 1891. Heft 1. S. 83.

[3]) Nogle Undersögelser over Träernes Rodliv. Oversigt over de K. Danske Videnskabernes Selsk. Forh. 1898. Nr. 1.

[4]) Berichte d. Deutschen Botan. Gesellschaft. Bd. 3. 1885. S. 128.

[5]) P. E. Müller a. a. O.

humusreichem frischem Lehmboden Mykorrhizen-Entwickelung, an Keimpflänzchen aber, die auf vermodernden Baumstrünken, also im Rohhumus gewachsen waren, nur Wurzelhaare, und zwar reichlich. Von P. E. Müller[1]) wird die Ansicht von Frank bestätigt, wonach bei der Fichte die Bildung von Mykorrhizen an das Vorhandensein humoser Stoffe im Boden gebunden ist.

Die Wachstumsleistung der Wurzeln 3jähriger Pflanzen im frischen fruchtbaren Lehmboden des Adlisberges bei Zürich war im Gesamtmittel (während des Jahres 1902) pro Tag:

während der Periode starken Wachstums 3,2 mm
„ „ „ schwachen „ 0,4 „

Das absolute Maximum betrug (am 3. Juli) 12 mm im Tag, das mittlere Maximum 7 mm. Von den beiden Hauptperioden des Wachstums, Frühsommer und Herbst, ist die erste die ergiebigste, wie übrigens bei allen untersuchten Nadelhölzern. In der Frühsommer-Periode betrug das Wachstum im ganzen 167,5 cm, in der Herbstperiode 32,6 cm. Die Fichte zeigte in dieser Hinsicht neben dem 2jährigen Bergahorn die stärkste Wachstumsleistung. Die untere Temperaturgrenze, bei welcher noch Wurzelwachstum stattfindet, liegt bei 5—6° C, während die Sprosse schon bei 7—10° C zu wachsen aufhören. Die zeitliche Differenz zwischen dem Beginn des Wurzelwachstums und dem Öffnen der Knospen auf dem Adlisberg zeigt folgende Tabelle:

	Beginn des Wurzelwachstums	Austreiben der Knospen
Im Jahre 1899:	Ende April bis 13. Mai;	13. Mai.
„ „ 1900:	24. März;	6. Mai.
„ „ 1901:	4. April;	6. Mai.

Wurzeln können auch an abgetrennten Zweigen auftreten; so fand Oppen[2]) einen zufällig mit Erde bedeckten Zweig, der sich dicht oberhalb der überwallten Abtrennungsstelle bewurzelt, und auch noch weiter oben einzelne Wurzeln gebildet hatte. — (Sch.)

Der Sprossbau der Fichte ist sehr durchsichtig und klar; die Hauptachse durchzieht als ein dominierender Leittrieb das ganze monokormische System, stets ist die Entwicklung der relativen Hauptachse stärker als die der Seitenachsen, sodass als Idealform des ganzen Achsengerüstes der Kegel erscheint. Nach Wigand (222) erreichen die Wirteläste nur etwa die halbe Länge, wie der gleichzeitig mit ihnen entstandene Jahrestrieb der Hauptachse; nach den Messungen von Burtt (7) verhielt sich bei einem der untersuchten Exemplare die Länge eines Gliedes an der relativen Hauptachse zur Länge eines entsprechenden Gliedes der Seitenachse wie 3 : 2, an einem andern Exemplar wie 4,56 : 2. Die Verzweigung ist äusserst regelmässig. Starke Äste (Langtriebe) werden nur als Quirläste am oberen Ende jedes Jahrestriebes zu 3—7 gebildet, sie bleiben im Verhältnis zum Stamm schwach, verzweigen sich aber reichlich. Diese in Wirteln angeordneten Langtriebe endigen wiederum mit einer Endknospe und meist 2, selten 3 oder noch mehr Seitenknospen, welche immer kleiner als diejenigen am Haupttriebe sind. Wie bei der Tanne, so werden auch bei der Fichte an Haupt- und Langtrieben in deren oberem und mittlerem Teil einzeln stehende Kleinzweige angelegt, welche den für die Tanne (S. 84) angeführten Regeln folgen, jedoch meistens nicht zahlreich sind. Um den Habitus des Baumes zahlenmässig darstellen zu können, unterscheidet Burtt (7) viererlei Winkel, die aus der umstehenden Fig. 39 ersichtlich sind. Bei der Fichte fand

---

[1]) Forstlich-naturwissensch. Zeitschr. Bd. 2. 1893. S. 359.

[2]) Naturwissensch. Zeitschr. für Land- und Forstwirtschaft. Bl. 1. 1903. S. 381.

Burtt, dass der Achsenwinkel zwischen Hauptachse und Seitenachsen 1. Ordnung 37,2—90 ° beträgt und, wie bei der Tanne, von unten nach oben gleichmässig abnimmt; der Neigungswinkel beträgt 30,5—90 ° mit derselben allmählichen Veränderung, und der geotropische Winkel 18—50 °. Der Achsenwinkel zwischen Seitentrieben 1. und 2. Ordnung wurde von demselben Beobachter auf 48—55 ° festgestellt.

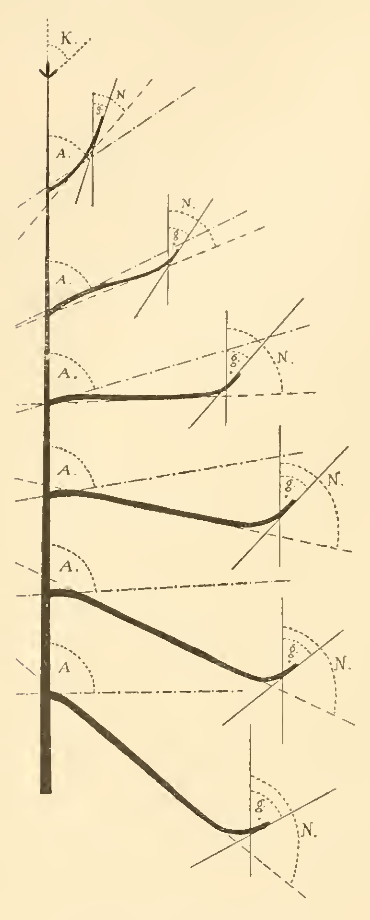


Fig. 39. *Picea excelsa.*
Schema der Astwinkel: A = Ablaufwinkel (Achsenwinkel), Winkel des Basalstückes des Astes mit der Hauptachse. N = Neigungswinkel, Winkel des mittleren Verlaufes des Astes mit der Senkrechten. G = Geotropischer Winkel, Winkel des geotropisch aufgerichteten Astendes mit der Senkrechten. K = Knospenwinkel. (Nach Burtt.)

Die Seitenzweige zeigen eine dorsiventrale Ausbildung, welche durch den plagiotropen Wuchs induziert ist; dieser wiederum wird durch Korrelation bedingt, da solche Seitensprosse, welche nach Entfernung des Haupttriebes sich, wie unten geschildert, aufrichten, einen radiären Bau annehmen. Die unteren, mehr oder weniger beschatteten Zweige, und bei im dichten Schluss stehenden Bäumen auch die oberen, bilden Seitenzweige nur an ihren Flanken und teilweise an ihrer Aussenseite, während die auf der beschatteten Zweigoberseite angelegten Zweige verkümmern; dagegen zeigen bei kräftigen, frei stehenden, also allseitig beleuchteten Exemplaren die oberen Seitensprosse des Hauptstammes eine radiäre Anordnung der Zweige (56).

Wenn die Triebe aus den Knospen hervorwachsen, so zeigen sie eine anfänglich schwache, bei ihrer Verlängerung aber immer stärker ausgeprägte Abwärtskrümmung; dieselbe ist bei den Endtrieben der Seitenäste geringer, als bei den Seitenzweigen, überhaupt um so bedeutender, je dünner und schwächer die Achsen dieser Sprosse sind. Die an der Unterseite der Hauptäste entspringenden Triebe hängen oft annähernd senkrecht nach abwärts, die an der Oberseite entstehenden krümmen sich nur wenig nach unten. Im späteren Alter strecken sich alle überhängenden Triebe gerade, sind aber im ganzen etwas mehr abwärts geneigt, als die Enden ihrer Tragäste. Nach den Versuchen, welche Baranetzky am Klinostaten anstellte, ist das Hauptagens, welches die Abwärtskrümmungen der jungen Triebe veranlasst, ihre eigene Schwere, deren Wirkung im jungen Alter noch durch eine nicht erbliche, sondern erst ziemlich spät im Knospenzustande erworbene schwache Epinastie der Zweige befördert wird. Die Einwirkung der Schwere verursacht ein stärkeres Wachstum der Oberseite der Achsen, dergestalt, dass deren Zellen an der Oberseite um 8,5—9 % länger werden, als die entsprechenden an der Unterseite. Zugleich sind diese Zweige negativ geotropisch und durch diese Eigenschaft in den Stand gesetzt, sich später gerade zu strecken; indessen ist dieser Geotropismus so schwach, dass die Zweige bei Beendigung ihres Längenwachstumes in einer noch etwas mehr geneigten Lage verbleiben wie ihre vorjährigen Triebe. Die geotropische Krümmungs-

fähigkeit der Triebe hört mit ihrem Längenwachstum nicht auf, sondern kann noch an 2—3jährigen Ästen beobachtet werden, und hierdurch heben sich die Zweigenden nachträglich noch weiter empor. In der Beeinflussung ihrer Wachstumsrichtung verhalten sich demnach die jungen Fichtentriebe, die anfänglich ihrer eigenen Schwere, und erst vom Ende der Wachstumsperiode an dem negativen Geotropismus folgen, umgekehrt, wie die sich entwickelnden Kiefernzweige, deren Richtung ihnen anfänglich vom negativen Geotropismus und erst später von ihrer eigenen Schwere angewiesen wird (7).

Wie bei allen Nadelhölzern, sind die Zweige der Fichte, auch im Alter, stark hypotroph. An erwachsenen Bäumen vergrössert sich der Achsenwinkel der unteren Äste allmählich so, dass sie am Grunde eine nach unten geneigte Lage einnehmen, während ihre Zweigenden sich wieder mehr oder weniger nach aufwärts richten. Die mittleren Seitenäste stehen fast rechtwinklig vom Stamme ab mit aufwärts gebogenen Spitzen, die oberen wachsen schräg nach oben, überholen aber auch an alten Exemplaren den Haupttrieb nicht, sodass sich bei den normal gewachsenen Fichten am Gipfel keine „Storchnester" ausbilden, wie bei den Tannen (vgl. Fig. 21, S. 85). Im Schluss erwachsene Fichten haben einen geraden, vollholzigen Stamm mit einer kleinen, schwachästigen Krone, frei stehende Bäume bleiben bis unten hin beastet und bilden eine pyramidale, aus herabhängenden, langen, schwankenden Ästen zusammengesetzte, wenig verbreiterte, aber stark beschattende Krone (29a). Nach den Untersuchungen von Bühler und Flury [1]) im Mittelland und den Voralpen der Schweiz nimmt mit dem Alter der Bäume die Länge des astfreien Stammteiles zu, indessen vom 80. Jahre ab nur noch unbedeutend; durch die Güte des Standortes wird die Astreinheit des Stammes begünstigt. Das Verhältnis von Krone und astfreiem Stamm in verschiedenem Alter und bei verschiedener Bewirtschaftungsweise des Bestandes geht aus folgenden Zahlen hervor:

Bestandes-Alter	Mittlere Baumhöhe	Mittlere Kronenlänge	% des astfreien Stammes von der Baumhöhe
		Im Hochwald	
19—40 Jahre	12,96 m	5,97 m	53,94
41—60 „	19,10 „	6,88 „	64.0
61—80 „	24,19 „	8,15 „	66,7
81—100 „	32.36 „	11,16 „	65,5
über 100 „	32,30 „	11.09 „	65,7
		Im Plänterwald	
19—40 Jahre	—	—	—
41—60 „	13,42 m	6,60 m	50.8
61—80 „	16,98 „	7,15 „	57,9
81—100 „	24,31 „	9,08 „	63,4
üker 100 „	27,72 „	13.25 „	52,2

Die Bäume können eine Höhe von 60 m, einen Stammdurchmesser bis zu 2 m erreichen (95); im Kanton Graubünden wurden nach freundlicher Angabe des Herrn Kantonförsters Enderlin Fichten von 43,6 m Höhe bei 1,92 m Durchmesser und 37 Festmeter Holzmasse, sowie von 46 m Höhe bei 1,50 m Durchmesser und 32,51 Festmeter Holzmasse gemessen; daselbst wurden Stämme von 51 m Länge beobachtet.

Wie bei der Tanne kann nach Verlust des Gipfeltriebes oder seiner Endknospe auch bei der Fichte die starke geotropische Fähigkeit des Haupttriebes

[1]) Mitteilungen der Schweizerischen Centralanstalt f. d. forstl. Versuchswesen. Bd. 2. 1892. S. 205.

auf einen oder eine Anzahl von Seitentrieben übergehen, welche sich, wenn sie noch nicht zu alt sind, aufrichten und eine radiäre Ausbildung annehmen. Diese Bildung von Ersatzgipfeln vollzieht sich bei der Fichte leichter als bei der stärker dorsiventralen Tanne. Es erlangen aber nicht nur, wie Frank[1]) angibt, die 1—2jährigen, bereits völlig verholzten und erwachsenen Seitenzweige diese Fähigkeit, sich geotropisch aufwärts zu krümmen, sondern es können selbst 12- und mehrjährige Äste bis zu ihrer Basis sich aufrichten, wofern einerseits ihr Gewicht nicht sehr gross, andererseits die Rotholzbildung an ihrer ursprünglichen Unterseite sehr kräftig ist (Fig. 40). In der Regel richten sich nach dem Abschneiden oder Abbrechen des Gipfeltriebes sämtliche Zweige des obersten Quirles in ihren jüngeren, bis 5 Jahre alten Teilen aufwärts, zuweilen tun dies auch nur einzelne Quirläste. Nicht selten dauert die Krümmung im mehrjährigen Stammteil noch fort, nachdem die Spitze schon die senkrechte Stellung erreicht hat, dann biegt sich der Gipfel über die durch den Geotropismus bedingte Stellung bogenförmig hinaus und muss nachträglich wieder in die entgegengesetzte Richtung umbiegen: so entstehen mehrfach hin und her gebogene Gipfel. Bei mangelhafter Wachstumsenergie, z. B. infolge von Beschattung, unterbleibt das Aufrichten der Seitentriebe, alsdann treten an deren Basis durch Aussprossen schlafender Augen am Stamme oder an den Ästen 1 oder mehrere radiäre Triebe auf, von denen einer den Gipfel ersetzt (56, 29). Bemerkenswert ist, dass bei Entfernung des Gipfeltriebes einer Fichte auch die aufgepfropften Seitenäste einer andern Art, *P. pungens*, sich aufrichteten.[2]) Infolge von Verstümmelung bilden sich aus den Achseln von Nadeln oder Knospenschuppen Knospen aus ganz unscheinbaren Anlagen, die für gewöhnlich nicht zur Entwicklung gelangt sein würden. Auf dieser Fähigkeit zur Erzeugung von Sekundärknospen beruht zum grossen Teil die unverwüstliche Reproduktionskraft der Fichte nach Schnitt oder Verbiss, die sie zur Heckenpflanze sehr geeignet macht. Sie entwickelt nach Ratzeburg[3]) auch Johannistriebe. Zur Bildung von Wasserreisern aus schlafenden Knospen ist bei ihr eine geringe Neigung vorhanden (17). — (K.)

Der normale Wuchs erleidet bei der ungemein vielgestaltigen Fichte die mannigfaltigsten Abänderungen. Nach deren Natur können wir zwei grundsätzlich von einander verschiedene Gruppen derselben unterscheiden:

1. Spontane, erbliche Wuchsabänderungen, vereinzelt unter der normalen Form ohne nachweisbare äussere Ursachen auftretend. Die derart abweichenden Individuen werden als Spielarten (Lusus) bezeichnet und hier nicht weiter behandelt[4]).

2. Induzierte, nicht erbliche, individuelle Abänderungen, durch bekannte äussere Einflüsse hervorgerufen, eigentliche „Formen“ (Formae). Je nach der Art des verändernden Einflusses unterscheiden wir:

I. Korrelative Reaktion auf Verstümmelung.
   A. Reaktion auf mechanische Eingriffe (Verbeissen, Schneiteln, Verlust des Gipfeltriebes, Kipplage).
   B. Reaktion auf klimatische Einflüsse (wiederholtes Erfrieren der Endknospen, Kurzbleiben der Triebe).

II. Veränderung durch Ernährungseinflüsse.
   C. Reaktion auf Bodeneinflüsse.

Vielleicht ist als eine dritte Wuchsabänderung noch hinzuzufügen die „ökologische Varietät“, d. h. eine erblich gewordene klimatische Form. Nach den Untersuchungen Cieslar's[5]) nämlich ist der durch alpinen Standort indu-

[1]) Lehrbuch der Botanik. Leipzig 1892. Bd. 1. S. 471.
[2]) Strasburger, E. Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. 36. 1901. S. 588.
[3]) Die Waldverderbnis. Berlin 1866—68. Bd. 1. S. 248.
[4]) Eine vollständige Zusammenstellung derselben s. Literatur 66.
[5]) Centralblatt f. d. gesamte Forstwesen. Bd. 20. 1894. S. 145.

zierte langsame Höhenwuchs bei Aussaat in der Ebene erblich: Fichten aus Samen von hochgelegenen Standorten zeigen bei Kultur in der Ebene einen weit geringeren Zuwachs, als unter gleichen Bedingungen kultivierte, die von Samen aus der Ebene abstammen. A. Engler hat in der forstlichen Versuchsstation auf dem Adlisberg bei Zürich diese Versuche wiederholt und ihre Ergebnisse bestätigt.

Die hauptsächlichsten Einzelformen der oben aufgestellten 3 Kategorien sind folgende.

A. Durch mechanische Eingriffe hervorgerufen.

1. Die Verbissfichte (Ziegenfichte, Geissetannli der Schweizer Älpler, Fichtenform der Schmalviehweide [Eblin], Grotze der Älpler pro parte) kommt unter dem Einfluss des Verbeissens durch Schafe und Ziegen zu stande. Fankhauser[1]) sagt darüber: Die Fichte ist bekanntlich dadurch ausgezeichnet, dass bei ihr in der Achsel jeder Nadel eine Knospe entstehen kann, welche sich im folgenden Jahr zu einem Zweig entwickelt. Die Folge davon ist, dass beim Verbeissen als Ersatz der verlorenen Organe eine äusserst reiche und dichte Beastung entsteht. Diese Zweige sind zwar, ihrer grossen Anzahl entsprechend, schwächer, im übrigen aber normal ausgebildet. Charakteristisch ist im ferneren, dass diese Holzart das ihr eigene Bestreben, den Fuss zu decken, nicht verliert, und wenn sich auch von den oberen Ästen oft mehrere gleichzeitig zu Gipfeltrieben zu erheben suchen, die unteren doch ganz regelmässig nach der Seite fortwachsen, sodass die Pflanze eine stumpfkegelförmige, bis auf den Boden herunterreichende Krone erhält. Diese typische Form behält sie sodann längere Zeit bei, sich wenig in die Höhe, aber beständig in die Breite ausdehnend. Ist schliesslich der Umfang so gross geworden, dass die Ziegen einen der Gipfeltriebe nicht mehr erlangen können, so geht derselbe rasch in die Höhe und bildet sich von da an mit vollkommen normaler Beastung zum Stamme aus. Auch bei mässigem Weidegang dürfte es meist 40, 50 bis 60 Jahre dauern, bis der Gipfel den Tieren entwachsen ist. Schaefer[2]) hat in Savoyen sogar 80—90jährige Verbissfichten von nur 1,30 m Höhe gesehen. Herrn Glutz, Assistent an der forstlichen Versuchsstation in Zürich, verdanke ich Stammabschnitte einer bei Rigi-Scheideck in 1580 m Höhe gewachsenen Verbissfichte, welche bei nur 5,5 m Höhe ein Alter von 96 Jahren aufwies. Die bedeutende Einbusse, welche dabei der Baum an Zuwachs erleidet, geht aus folgendem Beispiel Fankhausers deutlich hervor. Eine Verbissfichte in Gams im Rheintal hatte in 51 Jahren eine Höhe von 72 cm und eine Dicke von 6,7 cm erreicht; die Holzmasse derselben betrug 0,007 cbm, während an demselben Standort ein nicht verbissener Baum füglich eine Höhe von 11 m, eine Stärke in Brusthöhe von 12 cm und einen Massengehalt von 0,7 cbm, also das hundertfache des gegenwärtigen Volumens hätte erreichen können. Ist aber der Baum einmal durch die schützende Hecke, die er durch seinen „Kollerwuchs" gleichsam um sich herum baut, dem Zahn der Ziege entwachsen, so gedeiht er trefflich; wohl sieht man am Grunde des Stammes noch lange das hexenbesenartige Gewirr verdorrter Ästchen als Reminiszenz an die schwergeprüfte Jugendzeit, aber im übrigen ist Wuchs und Holz durchaus normal.

Sehr häufig bilden sich durch das Verbeissen mehrere Gipfeltriebe statt eines einzigen. Wenn zwei oder mehrere gleichzeitig emporschiessen, so ent-

---

[1]) Die Bedeutung der Ziegenwirtschaft für die schweizerischen Gebirgsgegenden in forstlicher und volkswirtschaftlicher Hinsicht. Bern 1887. S. 61.

[2]) L'évolution en forêt. L'épicéa pleureur et l'épicéa de Sibérie. Revue des eaux et forêts. t. 34. 1895. p. 529.

stehen als sekundär von der Verbissfichte abzuleitende Formen die beiden folgenden:

2. Die Zwillingsfichte, mit 2 gleich starken, tief angesetzten Stämmen, und

3. Die Garbenfichte, bei der 3 bis ca. 20 gleich starke Stämme raketenartig von einem gemeinsamen Mutterstamm aufschiessen und schliesslich durch gegenseitige Anpassung ihrer Astbildung ein gewaltiges Individuum höherer Ordnung bilden.

4. Die Schneitelfichte (geschorene Fichte) ist eine künstliche Säulenform, erzeugt durch wiederholtes Abschneiden der Seitenäste zur Verwendung als Einstreu oder Futter für das Vieh (Schneitelstreu, Aststreu, Tannenkris in der Schweiz. Schnattstreu in Tirol). Die reichliche Bildung von Ersatztrieben macht die Krone solcher „geschneitelter" Fichten sehr dicht.

5. Die Kandelaberfichte entsteht, wenn ein schon erstarkter Baum seinen Gipfeltrieb einbüsst (z. B. durch Schneedruck, Windbruch, Blitzschlag), und sich an seiner Stelle mehrere Seitenäste aufrichten, um Sekundärwipfel zu bilden. Häufig streben dann auch sekundäre und tertiäre Äste aufwärts, sodass

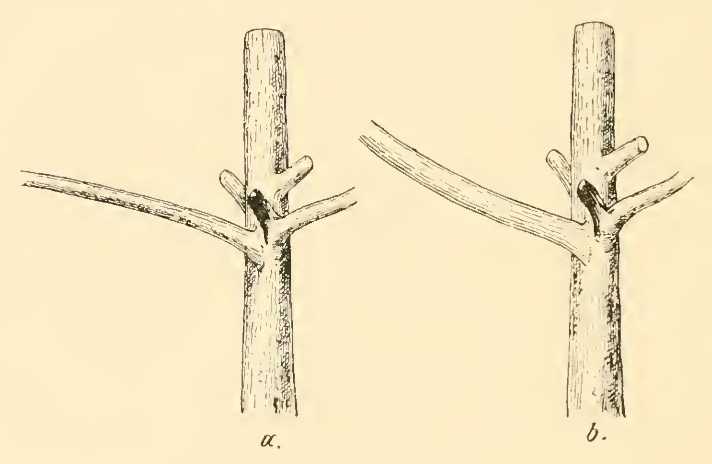


Fig. 40. *Picea excelsa.*
Aufkrümmung eines mindestens 7jährigen Quirlastes nach Entfernung des Gipfeltriebes. a Kurz nach der Köpfung, Juni 1898; b Oktober 1899. (Nach Jost.)

ein ganzer Gipfelwald entsteht. Dass hierbei eine nachträgliche Krümmung an bereits stark verdickten Achsenteilen erfolgt, die längst ihr Längenwachstum eingestellt haben, ist ohne weiteres ersichtlich. Jost[1]) hat diese Erscheinung eingehend untersucht und experimentell hervorgerufen. Eine ca. $3^1/_2$ m hohe Fichte wurde geköpft, von dem obersten stehen gebliebenen, mindestens 7jährigen Astquirl wurden 2 Äste stehen gelassen, die übrigen entfernt; im Laufe des folgenden Sommers führten sie in ihrer Basis recht beträchtliche Krümmungen aus (Fig. 40). Die Mechanik dieses Vorganges[2]) ist noch nicht aufgeklärt, namentlich ist die Frage unentschieden, ob im fertigen Holzkörper oder im Cambium die Ursache der Krümmung liegt. Frank und Jost neigen zur letzteren Ansicht; Jost zeigte, dass Längenänderungen des Cambiums anderwärts, z. B. am

[1]) Botanische Zeitung. Bd. 59. 1. Abt. 1901. S. 1.

[2]) Vgl. hierzu Hofmeister, Allgem. Morphologie. S. 624; H. Vöchting (**190**, Bd. 2. S. 85); P. Meischke in Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. 33. 1899. S. 363. Anm. 1; Frank, Lehrbuch der Botanik. 1892. Bd. 1. S. 470.

Astansatz der Kiefer auftreten, und dass die hierbei stattfindende Verkürzung entweder durch gleitendes Wachstum oder durch Schrägstellung der Cambiumzellen bewirkt wird.

6. Die Harfenfichte (Fig. 41 und 42) zeigt sekundäre Wipfelbildung infolge von Kipplage.

7. Die Knickfichte mit ein- oder mehrfacher Knickung des Hauptstammes infolge Wiederaufrichtens nach Schiefwerden durch Rutschung des Bodens.



Fig. 41. *Picea excelsa.* „Harfenfichte" auf dem Rennfeld bei Bruck a. d. Mur in Steiermark, 950 m ü. M. Hauptstamm ca. 12 m lang, grösster Sekundärbaum ca. 10 m hoch. (Nach „Weidmanns Heil". 1. Jahrg. Klagenfurt 1881.)

In Bergsturzgebieten, wo Rutschungen wiederholt vorkommen, lässt sich aus der Höhe der Knickungen am Stamm das Rutschjahr bestimmen.[1])

B. Durch klimatische Faktoren herorgerufen.

Die vielwipfelige Kandelaberfichte ist ein stattlicher Baum aus der Region normalen Wuchses; gegen die Grenze des Baumwuchses im Norden und im Gebirge wird die Vielwipfeligkeit, verbunden mit reduziertem Höhenwuchs, besonders an windoffenen Stellen immer häufiger, indem die Gipfeltriebe immer wieder durch Windwirkung zu Grunde gehen. Kihlman (96) kommt mit Bezug auf die Ursachen des Absterbens bei den Fichten an der Baumgrenze in Russisch Lappland zu folgendem Schluss: nicht die mechanische Kraft des Windes an sich, nicht die Kälte, nicht der Salzgehalt oder die Feuchtigkeit der Atmosphäre ist

[1]) Nach mündlicher Mitteilung von Prof. Dr. Heim in Zürich.

es, die dem Walde seine Schranken setzen, sondern hauptsächlich die Monate lang dauernde Austrocknung der jungen Triebe zu einer Jahreszeit, die jeden Ersatz des verdunsteten Wassers unmöglich macht.

Zu den klimatisch bedingten Korrelationsformen gehören folgende Wuchsformen der Fichte:

8. Die Strauchfichte (mit Einschluss der „Schneebruchfichte" von Willkomm. 224), charakterisiert durch niedrigen Wuchs, unregelmässige, tief angesetzte und nach unten stark zunehmende, weit ausgebreitete Beastung, struppige Benadelung und Mehrwipfeligkeit, welch letztere durch Aufrichtung von teils hoch, teils tief angesetzten Seitenästen hervorgebracht wird. Bei den Seitenästen kann Anwurzelung der dem Boden aufliegenden Teile (Senkerbildung) stattfinden, begünstigt durch die Schneebelastung. Erzeugt wird diese Form durch die Kombination folgender klimatischen Einwirkungen: Wiederholter Triebverlust durch Schneebruch, Frost, Austrocknung durch Wind und Windbruch;



Fig. 42. *Picea excelsa.* „Harfenfichte" mit Wiederbewurzelung im oberen Teile des Hauptstammes (Wald bei Villingstad, 3 Meilen von Christiania).
Der Sekundärstamm e ist aus einem Wurzelast entsprungen, er ist 1,5 m hoch; bei b und d befinden sich lebende Wurzeln. Der horizontale Stamm ist 6,8 m lang, sein Durchmesser beträgt zwischen a und b 15—16 cm, zwischen b und c (völlig trocken) nur 4 cm. Der wiederaufgerichtete Gipfel ist 4,7 m hoch. (Aus Schübeler, 168.)

Herabsetzung des Zuwachses durch kurze Vegetationsdauer und niedere Temperatur; Beförderung der basalen Ausbreitung als Reaktion auf die mechanische Wirkung des Windes[1]).

9. Die Polsterfichte, eine aus dicht verflochtenen Ast- und Zweigmassen bestehende, wie geschoren aussehende Strauchform. Sie zeigt einen kurzen, jedoch deutlichen Stamm, aber die untersten Zweige kriechen im Moos und bewurzeln sich reichlich; die flach geschorene tischförmige Oberfläche entspricht der Höhe der winterlichen Schneedecke, unter deren Schutz die Zweige lebend bleiben, während alles, was darüber hinausragt, durch Kälte, Wind und Trockenheit zu Grunde geht. In etwas günstigeren Lagen gelingt es etwa einem Spross, sich zu erheben, über den „Tisch" hinauszuwachsen und es zu einer Höhe von 2—3 m

---

[1]) Sehr instruktive Abbildungen dieser Form bei L. Klein, Die botanischen Naturdenkmäler des Grossh. Baden. Karlsruhe 1904. Fig. 27—30.

zu bringen; das dürre kränkelnde Aussehen eines solchen Sprosses, wie er sich aus der sattgrünen, dichtästigen und rundgeschorenen Basalpartie erhebt, hat etwas befremdendes. Im allgemeinen kann man wohl annehmen, dass im hohen Norden am Rande der Waldungen und in sehr lichten Beständen jeder Baum eine mehrjährige Strauchperiode durchzumachen hat, bevor er einen lebenden Wipfel dauernd über die Schneedecke zu erheben vermag (96). Solche Polster können bei einer Höhe von 1 m einen Durchmesser von mehr als 8 m erreichen und erinnern oft lebhaft an Verbissfichten.

Besonders eigenartig sind die „Schneeschildfichten" und die Dünenfichten, die Kihlman (96), wie folgt, beschreibt. In sehr ausgeprägten Fällen findet man am oberen Rande einer steil abfallenden Felswand oder Halde einen Strauch, dessen horizontal stehender Stamm und Zweige über den Abgrund frei hinausragen und dessen dicht belaubtes Astwerk als direkte Fortsetzung des angrenzenden ebenen Plateaus erscheint. Ihre Gestalt erinnert vielfach an die in den Alpen als Schneeschilder oder G'wächten bezeichneten Überdachungen. — An sehr windoffenen Stellen in der Nähe der Baumgrenze und auf flachem oder geneigtem Untergrund findet man oft Sträucher, die der Form nach mit den „Schneedünen" verglichen werden können; gleich diesen kehren sie gegen die Windseite eine bis zum Boden reichende, sanfter oder steiler geneigte Oberfläche, während sie an der entgegengesetzten Seite steil abfallen. Die geneigte Fläche ist ganz eben oder meistens mit kurz aufstehenden abgestorbenen Zweigen bewaffnet, dabei von den dicht verflochtenen knorrigen Ästen so starr, dass ein darauf stehender Mensch in den grünen Filz gar nicht einsinkt. Ihre Höhe wechselt von wenigen dm bis zu mehr als 3 m.

Als Unterform der Strauchfichte möchte ich hier die neuerdings von L. Klein (a. a. O.) beschriebene Kriechfichte einreihen, die durchaus an Kihlmans Tischfichten erinnert; sie ist bis jetzt nur in einer wilden Felsgeröllhalde am Waldstein bei Haslach in Baden beobachtet worden. Der Stamm ist frühzeitig in einer Höhe von 1—1$^1/_2$ m abgebrochen, vom oberen Ende des kurzen Stumpfes wachsen nach allen Seiten hin zahlreiche (bis über 50), ausserordentlich lange, sich reichlich verzweigende, dünne Äste, sodass ein förmlicher Teppich entsteht; die Äste schlagen aber nirgends Wurzeln. Die grösste Kriechfichte bedeckt einen Flächenraum von ca. 100 qm. Das Zustandekommen dieser sonderbaren Form erklärt Klein so, dass nach dem frühzeitigen Verlust des Gipfels die untersten Äste durch den Schnee niedergedrückt und geschützt wurden, bei dem unebenen lockeren Geröllboden sei trotzdem für Atmungsmöglichkeit gesorgt, und im Sommer wirke die Felsunterlage wie eine Spalierwand; so erkläre sich das üppige Wachstum in horizontaler Richtung.

10. Die Mattenfichte ist das Endglied in der Reihe von Kümmerformen der Baumgrenze. Hier ist jede Stammbildung unterdrückt, der Baum besteht aus einem Netzwerk kriechender, im Flechtenrasen wurzelnder Zweige, die sich kaum über die Höhe dieses Rasens emporheben. „Längs des Tundrasaumes bei Orlow (in Russisch Lappland) sah ich Fichtenmatten von 5 m Länge", sagt Kihlman (96), „deren dünne sterile Zweige in dem Flechtenfilz umherkrochen und offenbar einer einzigen Keimpflanze entstammten. Die Breite war oft kaum $^1/_{10}$ der Länge, sämtliche Astspitzen gegen Südost gekehrt, die Wachstumsrichtung also der herrschenden Windrichtung parallel. Das Alter dieser Matten war jedenfalls sehr hoch, aber leider nicht einmal annähernd bestimmbar; einige Dezimeter hinter den frischen, reich benadelten Ästen erreichten die halb vergrabenen, nackten Hauptzweige einen Durchmesser von 1.8—2.5 cm bei einem Alter von nicht über 120 Jahren. Weiter rückwärts erschien das Wachstum der nackten Zweige erloschen, es stellte sich Fäulnis ein und die Matte erwies sich als aus mehreren von einander abhängenden Individuen zusammengesetzt. Dieses

Verhalten in Verbindung mit dem frischen gedeihlichen Aussehen der Astspitzen legt die Vermutung nahe, dass die Verjüngung der Matte eine fast unbegrenzte ist, solange sich nur geeigneter Boden auf der Leeseite derselben befindet."

11. Die Spitzfichte[1]) ist im Gegensatz zu den vorher genannten Formen hochgewachsen und zeigt eine Reduktion nur an den Seitenachsen. Die Krone ist walzenförmig, alle Äste sind auffallend kurz und dünn, und hängen oft, namentlich im unteren Teil der Krone, schlaff herab; die kurzen, wenig hängenden Sekundärzweige stehen gegen das Ende der Äste zusammengedrängt.[2]) Diese Wuchsform ist häufig in den Hochlagen der Alpen und des Jura, aber auch im Norden (Schweden, Norwegen, Finland), jedoch nicht an der nordischen Baumgrenze. Es ist einleuchtend, dass diese Form dem Baum einen Vorteil gewährt im Kampf mit den Unbilden des Gebirgsklimas. Die schmale Krone bietet den heftigen Winden eine kleine Angriffsfläche und macht die Auflagerung grosser Schneemassen unmöglich; hängende Äste im unteren Teil der Krone bringen die Assimilationsorgane in eine günstige Lage zum Licht und schützen den Stamm gegen Entstehung von Sonnenbrand. (Engler a. a. O).[3]) Über die Entstehung der Spitzfichte hat Engler die interessante Beobachtung gemacht, dass die Spätfröste dabei eine Hauptrolle spielen. Er fand wiederholt nach Spätfrösten im Gebirge die jungen Seitentriebe erfroren, dagegen die Gipfeltriebe unversehrt, weil diese bei der akropetalen Reihenfolge des Austreibens sich später entwickeln und deshalb vom Froste verschont bleiben. So erklärt sich auch die dichte buschige Verzweigung der kurzen Äste, da diese aus Ersatzknospen für die erfrorenen Triebe entsteht. Wir haben hier also, worauf zuerst P. Vogler aufmerksam machte,[4]) eine zufällige Entstehung einer Anpassung: die Spitzfichte ist vortrefflich angepasst an Wind- und Schneedruck, ihre Form aber verdankt sie dem Spätfrost, gegen den sie nicht geschützt ist.

12. Die Kegelfichte ist niedrig und breit kegelförmig, vom Boden an verzweigt und dicht benadelt; sie findet sich sowohl an der oberen Grenze in den Alpen, als in der Nähe der nordischen Baumgrenze (96).[5]) Bei ihr kommt die Reduktion des Längenwachstums durch die Faktoren des „Grenzklimas" am deutlichsten zum Ausdruck; warum aber an der Baumgrenze das einemal Spitzfichten, das anderemal Kegelfichten auftreten, ist nicht bekannt.

13. Die Fahnenfichte oder Windfahnenfichte ist einseitig beastet als Reaktion auf starke Windwirkung. Sie kommt an der Meeresküste und an dem Winde besonders ausgesetzten Örtlichkeiten in den Gebirgen vor[6]); welche Faktoren das Absterben der Äste auf der Windseite bedingen, ob Austrocknung, Abkühlung oder mechanische Wirkung, ist noch nicht näher untersucht.

C. Durch Reaktion auf die Bodenbeschaffenheit entstandene „Standortsformen".

14. Die Sumpffichte oder Krummfichte (*Picea excelsa* Lmk., *forma palustris* Berg[7]); *P. e. forma aegra myelophthora* Caspary[8]). Der Gipfel ist zur

[1]) A. Engler in Schweiz. Zeitschrift f. d. Forstwesen. Bd. 54. 1903. S. 7.

[2]) v. Berg in Jahresber. d. kgl. sächs. Akad. f. Forst- u. Landwirtschaft zu Tharand. Bd. 13. 1859. S. 83.

[3]) Vom forstwirtschaftlichen Standpunkte haben die Spitzfichten den Vorzug grosser Astreinheit, da die dünnen hängenden Zweige rasch vom Stamm abfallen.

[4]) Neue Zürcher Zeitung. Jahrg. 1903. Beilage zu Nr. 43.

[5]) Vgl. auch Cieslar in Centralbl. f. d. gesamte Forstwesen. Bd. 20. 1894. S. 145.

[6]) Abbildungen bei L. Klein a. a. O., Fig. 23, 24.

[7]) Schriften der Naturf. Ges. bei der Univers. Dorpat. 1887.

[8]) Schriften der physikalisch-ökonomischen Ges. zu Königsberg. Bd. 15. 1874.

Seite geneigt oder ganz umgebogen und wächst abwärts, auch alle Zweige und Äste sind abwärts geneigt. Caspary fand diese Form in Ostpreussen, Graf v. Berg gibt an, dass er sie in Livland auf jedem grösseren Torfmoor, oft zu Tausenden, gesehen habe. Wenn das Torfmoor entwässert wird, so kehren die meisten Sumpffichten ihren Gipfel wieder aufwärts, und auch als Caspary zwei Krummfichten in den botanischen Garten zu Königsberg verpflanzte, kehrte sich ihr hängender Gipfel alsbald nach oben.

15. Die Senkerfichte (Fig. 43) bildet natürliche Ableger aus Ästen, welche dem Boden aufliegen und Wurzeln schlagen, das Ende des Astes richtet sich zu einem



Fig. 43. *Picea excelsa.* „Senkerfichte" oder „Fichtenfamilie" bei Krageró an der norwegischen Küste (53° 27' n. Br.) Mutterstamm 9,4 m, Tochterstämme 2,5—4,7 m hoch. (Nach Schübeler, 168.)

Tochterbäumchen auf. Eine solche Ablegerbildung kann, wie oben erwähnt, bei den reduzierten Formen an der Baumgrenze Folge des Verlustes des Gipfeltriebes und der Schneelast sein, sie kann aber auch im Zusammenhang mit dem Verbeissen auftreten. Moreillon[1]) hat neuerdings auf den „Wytweiden" des Chasseron im Jura (parkähnlich mit Fichten bewachsenen Weideflächen) zahlreiche

[1]) Journal forestier suisse. Année 54. 1903. S. 195.

Senkerfichten beobachtet, u. a. eine solche von 12 m Höhe mit etwa 30 Tochterbäumchen von 2 m Höhe. Er hält dafür, dass das Verbeissen, welches eine reiche Bildung basaler, dem Boden aufliegender Äste bedingt, auch die Senkerbildung befördere. Die Bewurzelung der Äste findet dort kaum vor dem 20. Jahre statt. Nach Mitteilung von Prof. A. Bühler finden sich solche Senkerfichten auch auf den „pâturages boisés“ bei Saignelégier Kant. Bern zahlreich; hier hängen die Äste der alten Fichte bis auf den Boden, es lagern sich Nadeln auf und drücken den Ast an den Boden, wo er sich bewurzelt.

Endlich erzeugen auch normale kräftige Bäume oft Ableger, meist ist in solchen Fällen durch moorigen feuchten Boden das Anwurzeln begünstigt. Loudon[1]) bildet eine prachtvolle derartige „travelling fire“ mit über 30 Tochter- und Enkelbäumen ab, ebenso Schübeler (168); Conwentz[2]) führt Senkerfichten an von frischem Boden im Fichtelgebirge, Harz, Riesengebirge, auf der Insel Oesel, im nördlichen Russland und Finland.

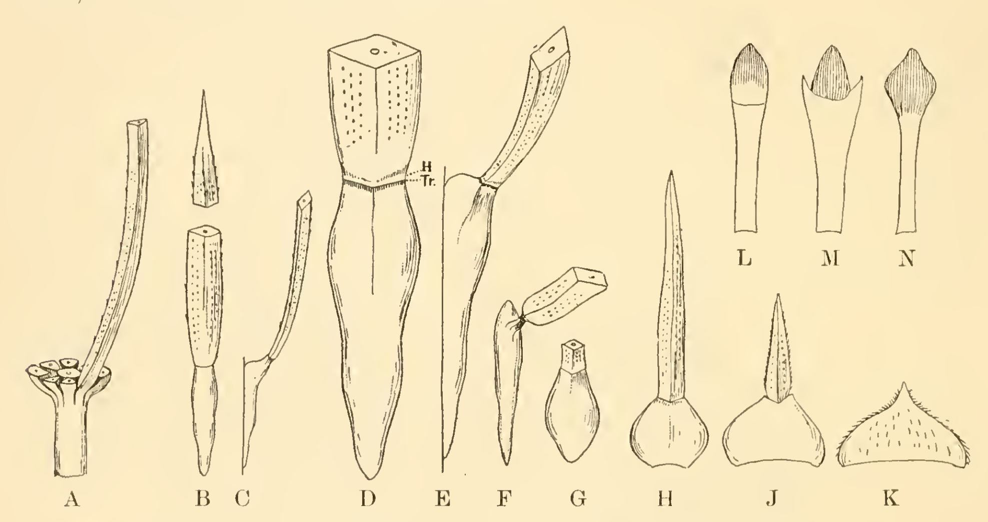


Fig. 44. *Picea excelsa.* Die vegetativen Blattgebilde von den Kotyledonen bis zu den Knospenschuppen (etwas schematisiert).

A Kotyledonen; Spitze der Keimpflanze, mit 8 Kotyledonen, 7 sind abgeschnitten, einer zu 3/4 gezeichnet; Blattkissen und Gelenk fehlt; Spaltöffnungen nur auf den beiden Innenflächen; Innenkante stark borstlich. B und C Primärblatt von vorn und von der Seite; Blattkissen und Gelenk vorhanden; Stiel schwach abgegrenzt, Spaltöffnungen auf allen 4 Flächen; alle Kanten borstlich. D und E Nadel eines kräftigen, 13 mm dicken Endtriebes; Blattkissen, Trennungslinie Tr und hyaline Schicht H sehr deutlich, Stiel schwach abgesetzt, Kanten kahl. F Nadel eines dorsiventralen Seitentriebes mit scharf abgesetztem langem Stiel und starker Entwicklung des Blattkissens auch oberhalb desselben. G—J Übergang zu Knospenschuppen. K Typische Knospenschuppe. L—N Oberste Knospenschuppen nach dem Austreiben; das untere unschraffierte Stück ist nachträglich gewachsen. (A—K Original Sch., L—N nach Lubbock.) A—C 4 : 1, D—K 12 : 1, L—N 3 : 1.

Die Fichte besitzt viererlei vegetative Blattgebilde (Fig. 44):

1. Kotyledonen: wirtelig gestellt, ohne Blattkissen und Gelenk, dreikantig, mit borstlich behaarter Innenkante und spaltöffnungsfreier Aussenfläche.
2. Primärnadeln: spiralig gestellt[3]), flach vierkantig, an allen 4 Kanten stark borstlich behaart, mit Blattkissen, Stiel und Gelenk.

---

[1]) Arboretum et fruticetum britannicum. London 1838. Vol. IV. S. 2298.

[2]) Abhandlungen zur Landeskunde der Prov. Westpreussen. Heft 9. Danzig 1895.

[3]) Nicht vierzeilig, wie Wigand (222) nach einer missverstandenen Angabe Th. Hartigs behauptet.

3. Folgenadeln: spiralig gestellt, mit kahlen oder behaarten Blattkissen, mit Stiel und Gelenk, vierkantig, mit seltenen Ausnahmen vom 10. Lebensjahre an kahl.
4. Knospenschuppen: spiralig, mit breitem Grunde aufsitzend, flach, schuppenförmig, mit Randhaaren und Flächenhaaren.

Die allmählich fortschreitende Differenzierung im anatomischen Bau der Assimilationsblätter 1—3 ist schematisiert in Fig. 45 dargestellt.

Die Nadeln des erwachsenen Baumes (Folgenadeln) stehen in einer dicht gedrängten Spirale an dem Trieb; die häufigsten Divergenzbrüche sind $^{13}/_{34}$ und $^{21}/_{55}$. In der definitiven Richtung der Nadeln[1]) können folgende Fälle unterschieden werden (vgl. Fig. 46):

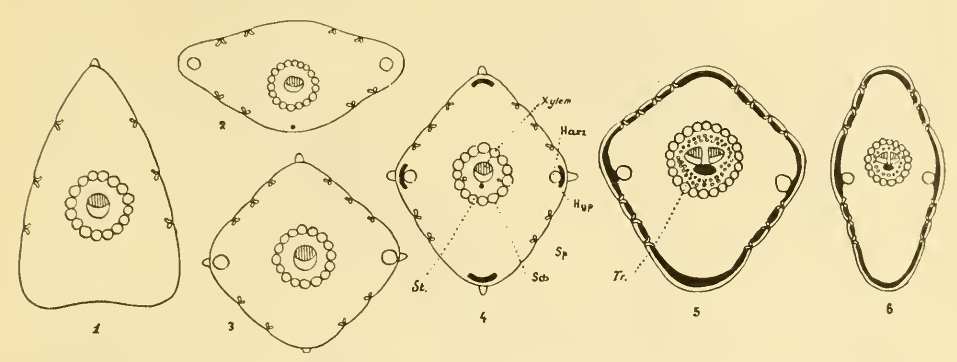


Fig. 45. *Picea excelsa.*
Steigerung der anatomischen Differenzierung der Nadeln, in schematisierten Querschnitten nach Daguillon (16) und eigenen Beobachtungen (Sch.)

1. Kotyledon: Börstchen an der Innenkante, Spaltöffnungen nur auf den Aussenflächen, noch kein Hypoderm und keine Harzgänge, innerhalb der Bündelscheide noch kein Transfusionsgewebe und keine Stereïden, Bündel noch einfach. 2. und 3. Primärnadeln des ersten Jahres, 2. dicht über den Kotyledonen, 3. weiter oben: Börstchen an allen 4 Kanten, Spaltöffnungen auf allen 4 Flächen, Hypoderm mit einzelnen Zellen beginnend, Harzgänge in der normalen Zweizahl, Transfusionsgewebe und Stereïden innerhalb der Bündelscheide fehlen noch, Bündel noch einfach. 4. Übergangsnadel des zweiten Jahrestriebes: Börstchen an allen 4 Kanten, Spaltöffnungen und Harzgänge wie beim Folgeblatt, Hypoderm nur an den Kanten entwickelt, Transfusionsgewebe und Stereïden innerhalb der Bündelscheide beginnen aufzutreten; also alle Gewebedifferenzierungen bereits vorhanden, teilweise aber erst im Beginn. 5. und 6. Folgeblätter, 5. vom Endtrieb, 6. von einem Seitentrieb: Hypoderm ringsum entwickelt, an den Kanten verstärkt, Bündel geteilt, Transfusionsgewebe einen vollständigen Mantel um dasselbe bildend, unterhalb des Phloëms hat sich ein kräftiges Stereïdenbündel entwickelt. — Sp Spaltöffnungen, Hyp Hypoderm, Harz Harzgang, Sch Bündelscheide, St Stereïden, Tr Transfusionsgewebe. 20 : 1.

1. An dem stets orthotropen Gipfeltrieb stehen die Nadeln gleichmässig nach allen Seiten ab und sind dem Zweige mehr oder weniger angedrückt (Fig. 46 A, C). Ebenso, aber mit abstehenden oder nach auswärts gekrümmten Nadeln, verhält sich der Gipfeltrieb der Schlangenfichten und astlosen Fichten, auch die schlaff herabhängenden Zweige der Hängefichten sind rings herum gleichmässig benadelt.

2. Die oberen, stark belichteten Quirläste zeigen schwach dorsiventralen Bau: ihre Nadeln sind von der Unterseite (Schattenseite) weg gewendet, streben schief aufwärts und sind meist bogenförmig gekrümmt (Fig. 46 A, B). So verhält sich selbstverständlich auch der erste Jahrestrieb tiefer stehender Quirläste.

---

[1]) Vergl. auch: M. E. Mer, De l'influence de l'ombre et de la lumière sur la structure, l'orientation et la végétation des aiguilles d'Abies excelsa. Bull. de la soc. bot. de France, vol 30. 1883. p. 40. — Ferner ebenda vol. 22, p. 199; vol. 24, p. 109; vol. 26, p. 15; vol. 27, p. 23.



Fig. 46. *Picea excelsa.*
Anisomorphie der Sprosse und Variationen in der Nadelrichtung.

A Orthomorpher Gipfelspross einer erwachsenen Fichte (aufrecht stehend und radiär gebaut), Nadeln aufrecht anliegend, nur stellenweise, wie links in der Mitte, durch Seitenknospen abgedrückt; die starke Gipfelknospe war wie diejenige von C von einem Büschel gedrehter Nadeln umhüllt, welche entfernt sind. Der Seitenast rechts zeigt beginnende Dorsiventralität: Die Nadeln sind einseitig aufgerichtet. — B blühender kurzer Seitenzweig einer Fichte von Arosa (bei 1800 m) mit sehr langen und stark gekrümmten, einseitswendigen Nadeln. — C Gipfeltrieb einer jüngeren Fichte, die Endknospe von einem Büschel spiralig gedrehter Nadeln geschützt. — D Trieb aus der unteren beschatteten Region, von unten gesehen: die Nadeln von der Unterseite weggewendet. — E derselbe von oben: die Nadeln rings um den Zweig stehend. 3 : 5. (Orig.-Phot. Sch.)

3. Die unteren Seitenzweige im beschatteten Teil der Krone sind stark dorsiventral ausgebildet; sie gleichen halbierten Zylinderbürsten, indem ihre Nadeln von der unteren, beschatteten Seite weggewendet sind[1]), oben aber rings abstehen, wobei die zenithwärts gerichteten Nadeln die geringste Länge haben (Fig. 46 D, E). Die Beeinflussung dieser dorsiventralen Ausbildung folgt genau denselben Gesetzen, wie bei der Eibe (s. S. 70). Eine maximale Ausbildung der Dorsiventralität der letzten Verzweigungen fand sich bei einer vor kurzem von Pillichody neu entdeckten Spielart, *l. ramosa* Pill.[2]). Bei dieser bilden sich von den Seitenzweigen immer nur zwei aus, und alle stehen in einer Ebene, sodass eine fächerförmige Verbreitung der Zweigsysteme entsteht. Die Nadeln sind sehr stark flachgedrückt und so ausgeprägt gescheitelt, dass alle in einer horizontalen Ebene liegen. Dagegen zeigen eine sehr schwach oder gar nicht ausgeprägte Dorsiventralität die Kümmertriebe frisch verpflanzter Exemplare und die massenhaft erzeugten kurzen Triebe der Verbissfichten und Hexenbesen.

Die Nadelbasis geht in ein sehr ausgeprägtes Nadelkissen aus; es ist ein schmaler, oben und unten spitz zulaufender, dem Zweige aufsitzender Wulst, unter dessen oberem Ende der vierkantige, braun gefärbte Nadelstiel abgeht (Fig. 44, D—F; Fig. 47). Das Gewebe der Kissen (Fig. 48) ist ein grosszelliges polygonales Parenchym, es geht gegen die Mitte des Nadelstieles von aussen nach innen allmählich in sklerotische Zellen und kurze Fasern über, bis schliesslich nur noch die Elemente des Gefässbündels nicht sklerotisiert sind. Das „Gelenk" (Fig. 48, Tr) wird gebildet von einer einschichtigen Platte kleiner, etwas quer gestreckter, reich getüpfelter Sklerenchymzellen, welche die Nadelbasis quer durchsetzt und alle Gewebe mit Ausnahme des Gefässbündels umfasst. An diese „Trennungsschicht" grenzt nach aussen ein grösserzelliges, spärlich getüpfeltes, etwas längsgestrecktes Sklerenchym, das allmählich in das Mesophyll des Blattes übergeht (Fig. 48, Sk).



Fig. 47. *Picea excelsa.* Blattkissen und Nadelstiele.

A Gipfeltrieb einer jüngeren Fichte mit besonders langen Nadelstielen, nach Entfernung der Nadeln. — B fünfjähriges Triebstück, unten mit einigen noch ansitzenden, dem Stamm fest anliegenden Nadeln, die Blattkissen und Nadelstiele zeigend. 3:5. (Orig.-Phot. Sch.)

[1]) Die Angabe von Wigand (222), dass die Nadeln an der unteren Seite abfallen, beruht auf einem Irrtum.

[2]) Vergl. C. Schröter, Fortschritte der Floristik. Neue Formen und Standorte aus der Flora der Schweiz aus den Jahren 1901—1902. Ber. d. Schweiz. Botan. Gesellschaft. Heft 13. 1903. S. 114.

Der Blattfall wird dadurch bedingt, dass die kleinzellige und die grosszellige Sklerenchymschicht sich verschieden kontrahieren, nach einer Messung von J. Behrens[1]) die erstere um 5,7 %. die letztere um 12—14 %; dadurch kommt es zu einer Lockerung, sodass Stiel und Nadel nur noch durch das leicht zerreissbare Gefässbündel zusammengehalten werden, welches dann abbricht. Der Nadelfall wird also durch das Absterben und Austrocknen der Nadel veranlasst und erfolgt an einer schon vorher vorhandenen sklerotisierten Trennungsschicht, die auch als Wundverschluss fungiert. bis der Korkmantel unter dem Blattstielstumpf sich geschlossen hat. Diesem Typus des Blattabwurfes, der ausserdem noch bei baumartigen Monokotyledonen und tropischen *Orchideen* vorkommt, folgen unter den Coniferen die Gattungen *Tsuga, Larix, Cedrus* und *Picea;* bei *Abies* wird der Abwurf durch eine Lenticelle vermittelt, welche unter der auch hier von vorn herein vorhandenen Trennungsschicht entsteht; bei den *Cupressineen, Dacrydium taxifolium, Pinus* und *Sciadopitys* wird durch den Peridermmantel der Achse das gesamte Blattgewebe abgeworfen, und endlich bei den *Taxineen*

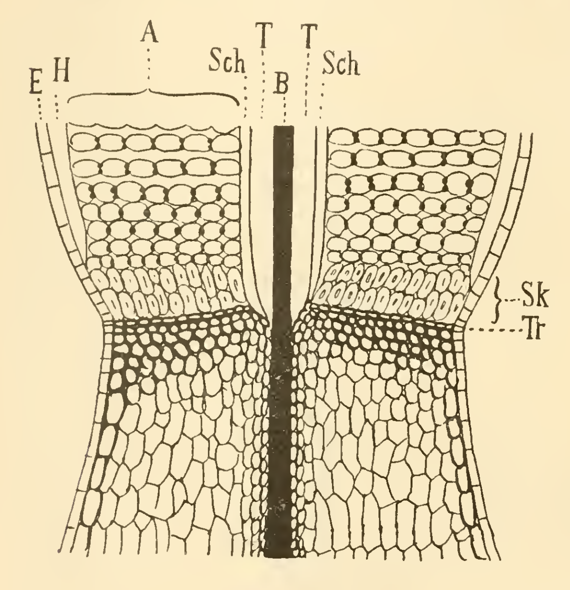


Fig. 48.

Fig. 48. *Picea excelsa.* Medianer Längsschnitt durch Nadelstiel, Gelenk und Nadelbasis, schematisiert.

B das die Mitte durchziehende Gefässbündel, welches in der Nadel von dem Transfusionsgewebe TT und der Bündelscheide Sch Sch umgeben wird; im Stiele fehlen beide. Der Stiel zeigt an seinem oberen Ende eine Querplatte aus kleinzelligem, dickwandigem Sklerenchym, die „Trennungsschicht" Tr, an diese grenzt die Nadelbasis mit einer durchsichtigen, hell gefärbten, „hyalinen Schicht" aus grosszelligem Sklerenchym Sk an; die verschieden starke Kontraktion dieser beiden, scharf gegen einander abgesetzten Schichten beim Austrocknen bedingt das Abfallen der Nadel. A das in Querlamellen angeordnete, weite Lufträume enthaltende Assimilations-Parenchym, E Epidermis, H Hypoderma. 75 : 1. (Orig. Sch.)

(ausschl. *Dacrydium*) entsteht, wie bei den Dikotyledonen, sekundär eine dünnzellige. leicht zerreissende Trennungsschicht. unter welcher Kork gebildet wird.[1])

Die Nadeln erreichen ein beträchtliches Alter, noch an 8—9jährigen, ausnahmsweise sogar an 10—12jährigen Trieben sieht man einzelne sitzen. Das Abfallen der Nadeln charakterisiert sich nach den Untersuchungen von J. Wiesner[2]) als „Treiblaubfall", d. h. es steht mit der Entfaltung der Laubknospen im Zusammenhang; zwar werfen die Fichten das ganze Jahr hindurch Nadeln ab, aber zu der Zeit, wenn die jungen Sprosse in ihrer stärksten Entwicklung stehen,

[1]) J. Behrens, Über die anatomischen Beziehungen zwischen Blatt und Rinde der Coniferen. Diss. Kiel 1886. — Die beim Trocknen ihre Nadeln abwerfenden Zweige von *Tsuga, Larix, Cedrus* und *Picea* können für das Herbarium durch 2½ stündiges Kochen präpariert werden; längeres Verweilen in Alkohol (aber nicht in Formol) tut denselben Dienst.

[2]) Berichte der Deutschen Botan. Gesellsch. Bd. 22. 1904. S. 316.

oder ihre Entwicklung eben abgeschlossen haben, ist die Ablösung der Nadeln am reichlichsten.



Fig. 49. *Picea excelsa.* Variation der Nadellänge. (Nach Sch.)
Nr. 1—5. Von einem älteren unterdrückten Baum. 6—7. Von einem Primärast der Subvarietät caerulea Breinig. 8—11. Vom Stamm einer 15jährigen Fichte. 12—13. Von einem Sekundärast desselben Baumes wie 6 und 7. 14—15. Von dem fruktifizierenden Seitenästchen Fig. 46 B. 16—18. Vom Primärast einer Schlangenfichte. 19—20. Von dem auf Isola bella kultivierten Exemplar der astlosen Fichte (lusus monstrosa Loudon).

Die Länge der Nadeln variiert von 2,5 mm bis 35 mm (66), vergl. Fig. 49. Kurze Nadeln finden sich an jungen Pflanzen, an unterdrückten Stämmchen — die deshalb habituell oft auffallend der *Picea orientalis* Lk. gleichen —, an den Jahrestrieben, welche im Verpflanzjahr wachsen — wobei solche „Bürstentriebe" oft einen auffallenden Gegensatz zu den folgenden normalen Trieben bilden (vgl. Fig. 50) — an kahl gefressenen Bäumen im folgenden, manchmal auch noch im zweitfolgenden Jahr, so z. B. nach Nonnenfrass[1]), an den Formen der Baumgrenze, und an den reichverzweigten Spielarten (Hexenbesenfichten). Lange Nadeln dagegen sind vorhanden an den Wipfeltrieben kräftig vegetierender Bäume und bei den zweigarmen Spielarten (Schlangenfichten, astlosen Fichten; s. Fig. 51) wohl als Kompensation, insofern als das Fehlen benadelter Zweige durch die grössere Assimilationsfläche der vorhandenen Nadeln aufgewogen wird.



Fig. 50. *Picea excelsa.*
Zweige einer im Jahre 1887 verpflanzten Fichte; die Nadeln aus diesem Jahre sind kurz, bilden „Bürstentriebe". (Verkleinert!) (Nach Sch.)

Die Querschnittform der Nadel ist stets rhombisch mit abgerundeten Kanten, die Dimensionen der beiden Achsen variieren zwischen 1,5 : 1 mm und 3 : 2 mm; die Extreme in Form und Grösse der Querschnitte sind aus Fig. 52 ersichtlich. Die im Querschnitt quadratischen und die quer ver-

[1]) Ratzeburg, C., Waldverderbnis. Teil I. Taf. 25. Fig. 6.

breiterten, d. h. flachgedrückten und mehr breiten als hohen Nadeln finden sich mehr an älteren Bäumen, am Haupttrieb, an Seitentrieben der Wipfelregion, an den Formen aus der Nähe der Baumgrenze; es scheint also stärkere Belichtung diesen Bau zu begünstigen. Die quer zusammengedrückten Nadeln (höher als breit!) sind besonders an jungen Pflanzen und an beschatteten unteren Seitentrieben anzutreffen, in ganz extremer Ausbildung fand sich diese Nadelform an den stark dorsiventralen Trieben der Spielart *ramosa* Pillichody (s. oben), dabei kehrten alle Nadeln ihre Flächen nach oben und unten, ihre Kanten seitwärts. Nach Mer (a. a. O.) werden die beiden Durchmesser einander um so ähnlicher, je kräftiger die Nadel ist.



Fig. 51. *Picea excelsa.* Zweig einer Schlangenfichte (von Buttes Kant. Neuenburg). 1 : 1 (nach Sch.).

Die Spitze der Nadel ist gelblich gefärbt, stechend und aus mechanischen Zellen gebildet. Die Behaarung der Folgenadeln verliert sich etwa vom 10. Lebensjahr an, die Nadeln erwachsener Pflanzen sind meistens völlig kahl, mit Ausnahme der Spielart *caerulea* Breinig (blaue Fichte), bei welcher die Nadeln starker Primäräste an den Kanten gewimpert sind (Fig. 53), und der Spielart *ramosa* Pillichody, bei der die Seitenkanten der stark flachgedrückten Nadeln mit Sägezähnen besetzt sind. Die Färbung der Nadeln variiert von dunkelgrün bis bläulichweiss. Mit dem durch die Oberhaut abgedämpften Grün kombiniert sich eine weissliche Färbung von dreierlei Ursprung: die Spaltöff-

nungen, in 2—7 Längsreihen auf allen 4 Flächen auftretend, zeigen in ihrer äusseren Atemhöhle eine Verstopfung durch Wachskörnchen (Fig. 54, 56) und bilden deshalb weisse Pünktchen; zwischen ihnen tritt oft eine diffuse Wachsausscheidung auf der Oberhaut auf, und endlich kommen vereinzelte mit Wachs gefüllte Idioblasten in der Epidermis vor, die ebenfalls als weisse Pünktchen erscheinen. Die Kanten sind immer

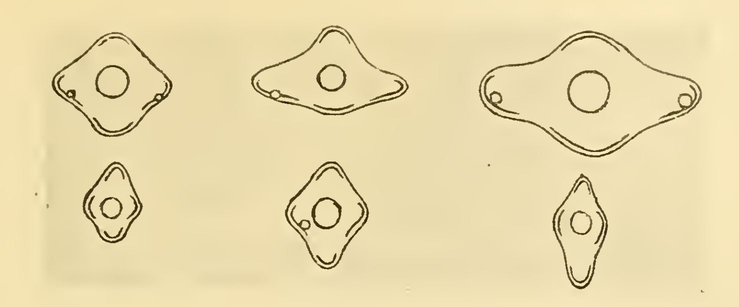


Fig. 52. *Picea excelsa.* Extreme Querschnittformen der Nadel.

Obere Reihe: links vom Gipfeltrieb eines 15jährigen Baumes, in der Mitte vom obersten Seitentrieb einer Alpenfichte (1770 m), rechts von der astlosen Fichte (l. monstrosa Loud.) von der Isola bella. Untere Reihe: links von einem unterdrückten Exemplar, in der Mitte von einem sekundären Seitenast eines starken Baumes, rechts 7 mm lange Nadel von einem unterdrückten Exemplar. — Die der äusseren Kontur anliegende Linie bedeutet das Hypoderm, die randständigen Kreise sind Harzgänge, der zentrale die Gefässbündelscheide. 10: 1 (nach Sch.)

rein grün, die Flächen dagegen mehr oder weniger bereift; der Grad dieser Bereifung ist abhängig von erblicher Anlage, von der Beleuchtung — am gleichen Baum sind die besonnten oberen Triebe oft mit bereiften Nadeln besetzt, die unteren beschatteten mit unbereiften — und in manchen Fällen von der Orientierung der Nadeln: die oberen, dem Zweigende zugekehrten Flächen können stärker bereift sein als die andern. Solche Fälle, in schönster Ausbildung bei einem Exemplar der *Picea excelsa* lus. *caerulea* vom Neuenburger Jura (66) beobachtet, erinnern an die ostasiatisch-westamerikanische Gruppe der *Omorica-* und *Casicta*-Fichten (*P. ajanensis* Fisch. etc.).

Im anatomischen Bau zeigt die Nadel ausgesprochene xerophytische Anpassungen (Fig. 54). Die äussere Wandung der Epidermiszellen ist sehr stark verdickt, unter der Epidermis ist ein kräftiges, an den Kanten z. T. mehrschichtiges Hypoderm aus langgestreckten und stark verholzten mechanischen Zellen entwickelt. In den Nadeln des Gipfeltriebes ist das Hypoderm nur an der unteren Kante mehrschichtig, in den flachgedrückten Nadeln der Seitentriebe dagegen an keiner oder an den beiden medianen Kanten (an den Enden der langen Achse des Rhombus) (16). Das Hypoderm ist stark verholzt; nach Noack (55) ist die Verholzung bei nördlichen Fichtenarten (*P. excelsa* und *P. alba)* stärker als bei südlichen (*P. orientalis*), doch scheinen mir die Angaben nicht zahlreich genug, um einen solchen Schluss zu ziehen. Eine

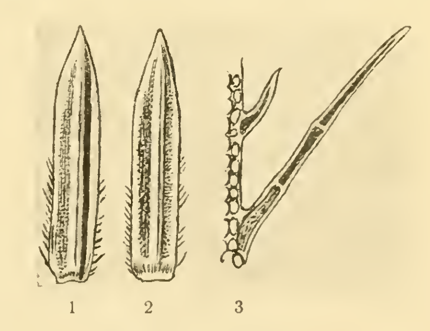


Fig. 53. *Picea excelsa.* Behaarung der Nadeln bei einem Exemplar der blauen Fichte (*Picea excelsa* Lk. lusus *caerulea* Breinig.) von Buttes Kanton Neuenburg.
1 u. 2 2:1, 3 50:1 (nach Sch.)

weitere Herabsetzung der Transpiration der Blätter wird erreicht durch die Wachsausscheidung auf der Epidermis und den Wachspfropf in der äusseren Atemhöhle der Spaltöffnungen. Diese sind in Längsreihen angeordnet (Fig. 55, 56) und nach dem bekannten Gymnospermen-Typus gebaut: die Gliederung des Porus in Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof fehlt; um diesen

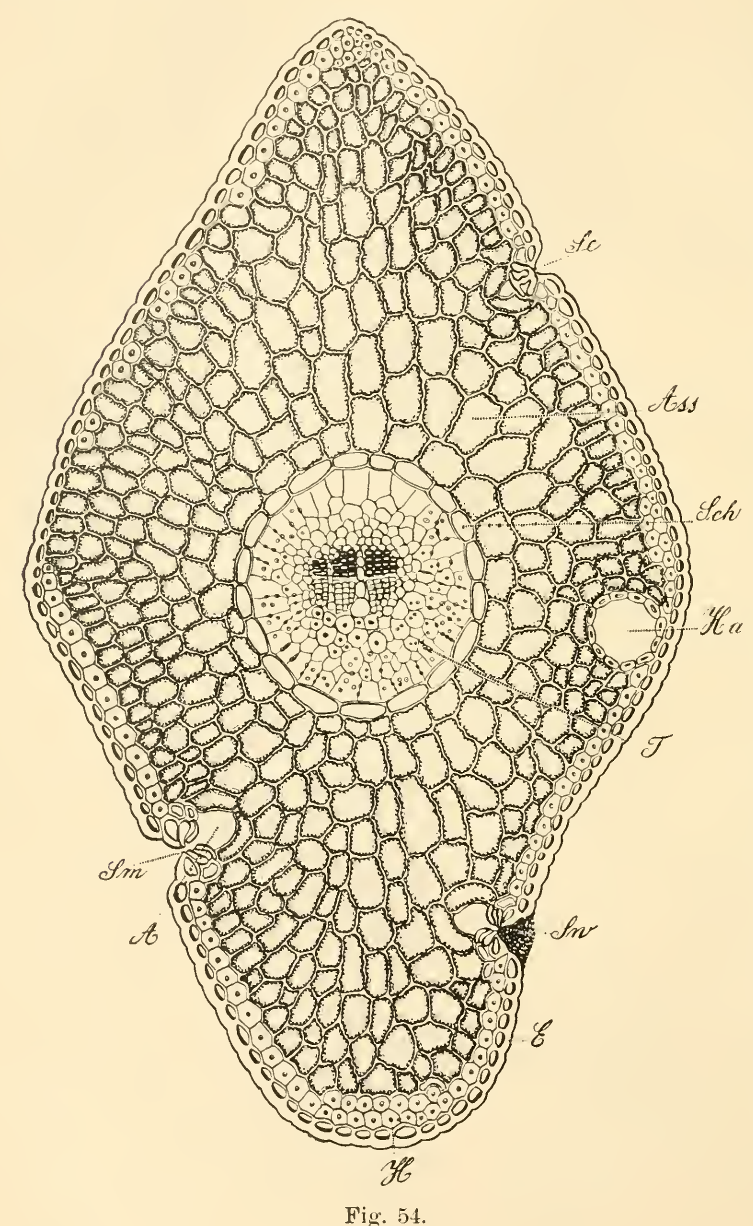


Fig. 54.

Fig. 54.
Picea excelsa.
Querschnitt durch die Nadel eines Seitentriebes.

Die Mediane der Nadel ist senkrecht orientiert. E Epidermis, derenZellen langgestreckt, mit stark verdickten, cuticularisierten und verholzten Wänden ausgestattet sind. H Hypoderma, eine einfache, an den Kanten der Nadel häufig doppelte Schicht stark verdickter, bastähnlicher, mit kleinem Lumen versehener Zellen, welche die Epidermis verstärken. Se, Sm, Sw Spaltöffnungen, wie sie auf allen 4 Flächen der Nadel sich finden; Se durch die Enden der Schliesszellen getroffen, Sm und Sw durch deren Mitte, bei Sw die Wachskörnchen, welche den äusseren Vorhof verstopfen. Ass Assimilationsparenchym mit etwas welligen Zellwänden, der Chlorophyllgehalt durch Punktierung angedeutet; Zellen radial gestreckt zur Erleichterung der Zuleitung von Wasser und Nährstoffen aus dem Gefässbündel und der Ableitung der Assimilate. Sch Grosszellige Parenchymscheide, welche das zentrale Gefässbündel umgibt; in letzterem ist das Xylem an der dunkleren Färbung kenntlich, darunter das zartwandige Phloëm; ein breiter Markstrahl teilt das Bündel in 2 Teile; unterhalb des Phloëms eine Gruppe dickwandiger Bastzellen. Das Gefässbündel ist von einem bis zur Scheide reichenden Mantel von Transfusionsgewebe T umgeben, welches nur über dem Xylem von einer Lücke unterbrochen ist. Ha ein Harzgang im Parenchym, an die Epidermis anstossend; die Zellen seines „Sezernierungs-Epithels“ stark verdickt. 100 : 1. (Orig. Sch.)

unvollkommenen Verschluss auszugleichen, sind die Spaltöffnungen unter die Ebene der Epidermiszellen eingesenkt (Fig. 57). Die Membranen der Schliesszellen sind bis auf einen schmalen Streifen verkorkt. Das Gefässbündel, aus zwei getrennten Hälften bestehend, ist von einer hohlzylindrischen Strangscheide aus verholzten Zellen umgeben; der gesamte, zwischen dieser und dem Gefässbündel liegende Raum ist von dem Transfusionsgewebe („Tracheïdensaum") eingenommen[1]), jenem mit Hoftüpfeln ausgestatteten Parenchym, das bei den Cycadeen und Coniferen die Rolle der Bündelverzweigungen übernimmt. Das Transfusionsgewebe von

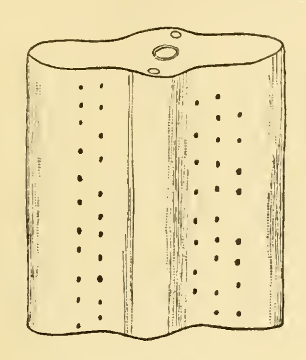


Fig. 55. *Picea excelsa.* Stück einer Nadel mit den reihenweise angeordneten Spaltöffnungen. 25 : 1. (Orig. Sch.)

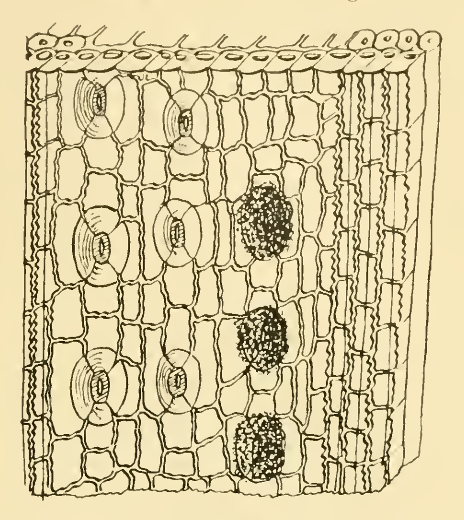


Fig. 56. *Picea excelsa.* Epidermis-Stück von einer Nadel, mit drei Reihen von Spaltöffnungen.
Bei der Reihe rechts der Wachspfropf im äusseren Vorhof vorhanden, bei den übrigen nicht gezeichnet. Jede Spaltöffnung liegt in einer von 4 Nebenzellen gebildeten Vertiefung. Die Epidermiszellen zeigen stark wellige Wände, rechts und links schimmern die langgestreckten Hypodermzellen durch; oben an der Figur die Querschnitts-Ansicht von Epidermis und Hypoderm. 150 : 1. (Orig. Sch.)

Picea ist nach dem *Pinus*-Typus von Karlsson (a. a. O.) gebaut: es bildet einen geschlossenen Hohlzylinder, die Zellen haben nur Hoftüpfel, aber keine netzartigen Verdickungen, einfach-poröse Transfusionszellen zerstreut unter den andern, Transfusions-Xylem und -Phloëm schwach entwickelt. Nach Scheit[1]) ist dieses Gewebe insofern anpassungsfähig, als es bei den Coniferen sonniger Standorte, also mit grösseren Wasserleitungsbedürfnissen, stärker ausgebildet ist, als bei solchen feuchterer und schattigerer Standorte. Ihr Analogon findet diese Ausbreitung des wasserleitenden Teiles des Bündels in den von Strasburger entdeckten,

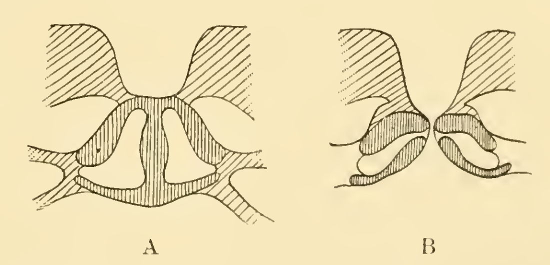


Fig. 57. *Picea excelsa.* Querschnitt der Spaltöffnung.
A in der Nähe des Poles, B durch die Mitte. Die Wände der Nebenzellen sind schräg, die der Schliesszellen senkrecht und enger schraffiert. 650 : 1. (Nach Mahlert.)

---

[1]) G. A. Karlsson, Transfusionsväfnaden hos Coniferenna. Lunds Univers. Arsskrift. Bd. 24, 1888. — M. Scheit, Die Tracheïdensäume der Blattbündel der Coniferen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 16. 1883. S. 615. — A. Zimmermann, Über das Transfusionsgewebe. Flora. Bd. 63. 1880. S. 2.

eiweissreichen und grosskernigen „Übergangszellen", welche an den eiweissleitenden Teil des Gefässbündels, das Phloëm, anschliessen. Zwischen Strangscheide und Epidermis breitet sich das grüne, ebenfalls verholzte Assimilationsgewebe aus; nach Mer ist es bei horizontal orientierten Nadeln auf der Oberseite grosszelliger. Auf dem Längsschnitt (Fig. 48) sieht man, dass es in Querlamellen auftritt. Harzgänge sind meist zu zwei, seltener einer oder gar keiner vorhanden, sie stehen am Ende der Querachse des Rhombus. Von 440 Nadeln, die 13 Bäumen entnommen waren, zeigten 37.3 % zwei Harzgänge, 40.2 % einen, und 22.5 % keinen Harzgang auf einem Querschnitt durch die Mitte der Nadel (66). Die den Harzgang auskleidenden Epithelzellen sind nach Frau Schwabach[1]) im Gegensatz zu allen andern Coniferen schon sehr frühzeitig verdickt, sodass nur ein kleines Lumen zu beobachten ist.

Wie bei der Tanne, so sind auch bei der Fichte die Endknospen der Haupt- und Seitentriebe von einigen, scheinbar in Quirlen stehenden Seitenknospen umgeben; ausserdem bilden sich in der oberen und mittleren Region der Triebe etwa sechs unregelmässig verteilte Seitenknospen aus, während der untere Teil der Jahrestriebe von Knospen frei ist (Fig. 46 A). Der Schluss der Knospen ist (in Giessen) durchschnittlich am 9. August vollzogen, das Scheitelwachstum der jungen Nadeln wird aber erst Ende November oder Anfang Dezember eingestellt, wenn dieselben eine Länge von 0.29 mm erreicht haben.[2]) End- und Quirlknospen sind an den Haupttrieben am grössten und kräftigsten: sie haben eine kegelförmige Gestalt, sind spitz oder stumpf und werden von einer grossen Anzahl, nach Schumann (67) bis über 90 gelbbraunen, trockenhäutigen, meist dicht zusammenschliessenden, durch ausgetretenes Harz kaum merklich verklebten Schuppen umgeben (222, 30). Am Triebende sind die der Gipfelknospe sich anlegenden Nadeln kleiner, und werden etwas gekrümmt, ihre der Knospe zugewendete Kante verschwindet; die auf sie folgenden Blattorgane entwickeln sich zu Knospenschuppen (59) (vergl. Fig. 44, G—N). Die untersten derselben sind am meisten lederig, entsprechend dem vergrösserten Blattkissen verbreitert, breitdreieckig, zugespitzt, mit einem mehr oder weniger deutlichen Mittelkiel versehen; darauf folgen ebenfalls lederige, von einer etwas mehr oblongen Gestalt mit stumpfen oder etwas spitzen Enden; die innersten haben ungefähr die Länge der ganzen Knospe, eine spatelförmige Gestalt und mit Ausnahme der braunen festen Spitze eine hautartige, durchsichtige Beschaffenheit. Die obersten Schuppen sind an der Spitze plötzlich verbreitert und bilden miteinander eine Kappe, welche um die Spitze der Knospe gerollt ist und die jungen Nadeln vollständig bedeckt und schützt (126).

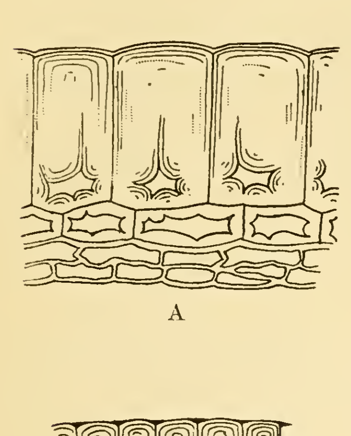
Der anatomische Bau der äussersten Knospenschuppen (Fig. 58) deutet noch an, dass sie durch Umbildung von Laubblättern entstanden sind. Sie besitzen einen Mittelnerv, der an der Spitze nicht selten in einen nadelähnlichen Fortsatz ausgezogen ist; das Transfusionsgewebe ist nach Scheit (a. a. O.) eben so entwickelt, wie in den Nadeln; an ihrer Basis zeigen sie unter der Epidermis der Aussenseite eine Schicht von bastfaserartig verdickten Hypodermzellen; auch auf der Innenseite ist in der mittleren unteren Partie noch ein ähnliches zusammengedrücktes Hypoderm zu erkennen, während an den Rändern und an der Spitze diese Gewebe verschwinden und der Bau der Schuppen hier demjenigen der auf sie folgenden mittleren Knospenschuppen entspricht. Diese zeigen eine kräftige Epidermis auf ihrer Aussenseite, unterhalb derselben an der Basis eine ziemlich mächtige Schicht von tafelförmigen langgezogenen Zellen, und bestehen im übrigen, ab-

[1]) Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft. Bd. 17. 1899. S. 191.

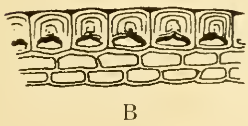
[2]) P. Sonntag, Über Dauer des Scheitelwachstums und Entwicklungsgeschichte des Blattes. Dissert. Berlin 1886.

gesehen von der Epidermis der Innenseite, aus nur 2—3 Zellschichten langgezogener, zusammengedrückter Zellen, welche Harz enthalten und die Aufgabe haben, durch Aussonderung desselben die Knospenschuppen zusammenzukitten. Harzgänge fehlen nach Schumann (67) nicht, sind aber schwer erkennbar. Die allerinnersten Schuppen haben beiderseits eine zarte Epidermis, deren Zellen ziemlich gross, rundlich und dünnwandig, mit einem trüben Inhalt erfüllt sind; das innere Gewebe besteht nur aus wenigen Schichten rundlicher, dünnwandiger Zellen (2, 59).

Der Schutz für die Knospe wird verstärkt durch eine eigentümliche ringförmige Wucherung, welche der Trieb unterhalb derselben bildet. Sie wird durch diese Becherbildung, die als eine interessante Analogie zum Achsenbecher der perigynischen Blüten bemerkenswert ist, etwas eingesenkt. Noch



A



B

Fig. 58. *Picea excelsa.* Querschnitte durch Knospenschuppen.

A von einer der äussersten Schuppen mit sehr stark verdickten Zellwänden der äusseren Epidermis. B von einer der inneren, viel schwächer gebauten Schuppen. (Nach Grüss).

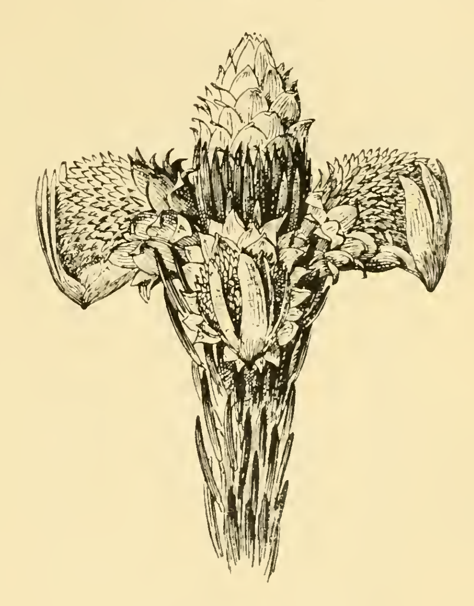


Fig. 59. *Picea excelsa*
Aufbrechen der Knospen am Gipfeltrieb. Die Quirlknospen eilen der Endknospe voraus; die Knospenschuppen werden z. T. als Mützchen abgeworfen: kalyptrale Deperulation 3:2. (Orig. L. Schröter).

an 4—5jährigen Trieben erkennt man deutlich den Knospenwulst an der Basis der Jahrestriebe (vgl. Fig. 47 B).

Durchschnittlich am 16. April (in Giessen) beginnen die Winterknospen anzuschwellen, zeigen nachher eine Streckung, und beginnen nun auszutreiben. Dabei wird zunächst die Schuppenhülle unter interkalarem Wachstum der einzelnen Schuppen an ihrer Basis verlängert, dann reissen die mittleren und obersten Schuppen am Grunde los, während sie an ihren Spitzen miteinander verklebt bleiben, und bilden so eine Kappe (Fig. 59), welche den jungen Trieb noch eine Zeit lang an der Spitze bedeckt und von ihm emporgehoben wird („kalyptrale Deperulation“ von Masters). Die Kappe bewirkt eine Verlängerung des Knospenzustandes gerade im gefährlichsten Moment des ersten Heraustretens der zarten Nadeln. Die Schuppen der stehen bleibenden unteren Knospendecke krümmen

sich auswärts, und der so entstehende Schuppenbecher bleibt als zierliche Manschette noch lange am Grunde der Jahrestriebe stehen. Die Knospenachse verlängert sich im Frühjahr zunächst in ihrer ganzen Länge gleichmässig und wird dabei etwa 5mal so lang, als sie im Winter war; auf diese Weise erreicht sie etwa $^1/_{10}$ ihrer definitiven Länge. Bei der ferneren Streckung bildet sich aber eine Zone maximalen Wachstums aus; diese liegt zuerst an der Basis des Sprosses und rückt allmählich nach der Spitze vor.[1]) Die Endknospe des Gipfeltriebes treibt später aus als alle Seitenknospen und ist deswegen vor der Gefahr der Spätfröste besser geschützt; deshalb sieht man in Frostlagen nicht selten alle neuen Triebe erfroren, und nur die Gipfelknospen kräftig entwickelt (29). Die Nadeln sind (in Giessen) im Mittel am 3. Mai hervorgetreten; die junge Knospe nutiert stark und verkleinert dadurch ihre ausstrahlende Fläche. — (Sch.)

Das Wachstum der Fichte ist während ihres Jugendstadiums, welches man bis zum 10. Jahre rechnet, langsam (vgl. S. 111), wenn auch etwas ausgiebiger als bei der Tanne. Erst vom 10. Jahre an beginnt ein stärkeres Wachstum, und eine ausserordentliche Steigerung des Höhenwuchses pflegt auf besseren Standorten um das 40.—50. Lebensjahr einzutreten.

Das Höhenwachstum normaler süddeutscher Fichtenbestände zeigt nach A. Schwappach[2]) folgenden Gang:

Alter	mittlere Höhe der Bestände in m				
	bei I.	II.	III.	IV.	V. Standortsklasse
10 Jahre	2,6	2,0	1,4	0,9	0,4
15 „	4,6	3,5	2,4	1,5	0,8
20 „	6,7	5.1	3,5	2,2	1,3
25 „	9,0	6,8	4,7	3,0	1,9
30 „	11,5	8.7	6.0	3,9	2,6
35 „	14.2	10,7	7,4	5,0	3,4
40 „	16,8	12,9	8,9	6,2	4,3
45 „	19,2	15,1	10,6	7,5	5,3
50 „	21,4	17,1	12,5	8,9	6,3
55 „	23,4	19,0	14,3	10,4	7,4
60 „	25,2	20,7	16,0	12,0	8,5
65 „	26,8	22,2	17,6	13,7	9,7
70 „	28,2	23,6	19.1	15,3	11,0
75 „	29,4	24,9	20,5	16,7	12,2
80 „	30,5	26,1	21,8	17,9	13.2
85 „	31.6	27,2	23.0	18,9	14,1
90 „	32,6	28.3	24,1	19.8	14,9
95 „	33,6	29,3	25,1	20,6	15,6
100 „	34,5	30,2	26,0	21,4	16,2
105 „	35,3	31,0	26,8	22,1	—
110 „	36,0	31,7	27,5	22,8	—
115 „	36.6	32,3	28,1	—	—
120 „	37,1	32,8	28,6	—	—

Nach demselben Autor spricht sich die grosse Periode im Höhenwachstum, deren Kurve einen schnell ansteigenden und einen langsam absteigenden Ast aufweist, in folgenden Zahlen aus. Es beträgt (ebenfalls in den süddeutschen Fichtenbeständen)

---

[1]) L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904. S. 353.

[2]) Wachstum und Ertrag normaler Fichtenbestände. Berlin 1890.

im Alter von	der mittlere jährliche Höhenzuwachs in cm bei I.	II.	III.	IV.	V. Standortsklasse.
10 Jahren	29	22	18	10	5
15 „	41	31	21	13	9
20 „	44	33	23	15	11
25 „	48	36	25	17	13
30 „	52	39	27	20	15
35 „	**53**	42	29	23	17
40 „	50	**44**	32	25	19
45 „	46	42	36	27	20
50 „	42	39	**37**	29	21
55 „	38	36	35	31	22
60 „	34	32	33	**33**	23
65 „	30	29	31	33	**25**
70 „	26	27	29	30	25
75 „	23	25	27	26	22
80 „	22	23	25	22	19
85 „	21	22	23	19	17
90 „	20	21	21	17	15
95 „	19	19	19	16	13
100 „	17	17	17	15	12
105 „	15	15	15	14	—
110 „	13	13	13	13	—
115 „	11	11	11	—	—
120 „	10	10	10	—	—

In Süddeutschland (welches durchaus im natürlichen Verbreitungsgebiet der Fichte liegt) ist das Höhenwachstum im allgemeinen energischer und andauernder, als in Mittel- und Norddeutschland. Der Kulminationspunkt des jährlichen Höhenzuwachses wird von der Fichte erheblich später erreicht, als bei der Kiefer: auf der besten Standortsklasse im Alter von 35—40 Jahren, auf mittleren Standorten mit 50, und auf geringen mit 60—70 Jahren. Er tritt im allgemeinen in Süddeutschland etwas später ein als in Mittel- und Norddeutschland.

Das Dickenwachstum des Stammes, in der Jugend ebenfalls langsam zunehmend, ist an den herangewachsenen Fichten lange Zeit anhaltend und dem der Weisstanne ähnlich, jedoch im Alter etwas früher nachlassend als bei dieser. Die folgenden von Schwappach (a. a. O.) gegebenen Zahlen erläutern dies; es beträgt (in Süddeutschland)

im Alter von	der mittlere Stammdurchmesser in cm bei I.	II.	III.	IV.	V. Standortsklasse.
20 Jahren	7,0	—	—	—	—
25 „	9,0	5,7	—	—	—
30 „	11,1	7,4	5,5	—	—
35 „	13,3	9,1	6,5	4,9	—
40 „	15,6	10,9	7,7	6,1	4,5
45 „	18,0	12,7	9,1	7,3	5,4
50 „	20,4	14,6	10,6	8,6	6,4
55 „	22,7	16,5	12,2	9,9	7,5
60 „	24,8	18,5	13,9	11,3	8,7
65 „	26,8	20,5	15,7	12,8	9,9
70 „	28,7	22,6	17,5	14,4	11,2
75 „	30,6	24,8	19,4	16,0	12,6

im Alter von	der mittlere Stammdurchmesser in cm bei I.	II.	III.	IV.	V. Standortsklasse.
80 Jahren	32,5	26,9	21,3	17,7	14,1
85 „	34,3	28,8	23,1	19,4	15,6
90 „	36,0	30,5	24,9	21,1	17,0
95 „	37,6	32,0	26,6	22,6	18,3
100 „	39,1	33,3	28,1	23,9	19,5
105 „	40,4	34,5	29,4	25,0	—
110 „	41,6	35,7	30,5	26,0	—
115 „	42,7	36,8	31,5	—	—
120 „	43,7	37,8	32,5	—	—

Wie aus diesen Zahlen hervorgeht, beträgt die Breite der Jahresringe bei der I. Standortsklasse 1,0—2,4 mm, bei der II. 1,0—2,2 mm, bei der III. 1,0—1,9 mm, bei der IV. 1,0—1,7 mm, bei der V. 0,9—1,5 mm; es spricht sich also der Einfluss des Standortes im Verlaufe des Dickenwachstumes viel weniger scharf aus, als in dem des Höhenwuchses. In Übereinstimmung damit fand auch Honda (34) in den bayerischen Alpen, dass mit der zunehmenden Meereshöhe der Dickenzuwachs sich nicht in demselben Masse verringerte, wie der Höhenzuwachs; für diesen betrug, wenn man die Wachstumsenergie in einer Meereshöhe von 900—1050 m = 100 setzte, dieselbe bei 1050—1200 m = 66, bei 1200—1350 m = 26, bei 1350—1500 m = 16 (vergl. die ähnlichen Angaben für die Tanne, S. 92). Übrigens sind hinsichtlich der Jahrringbreite bei der Fichte grosse individuelle Verschiedenheiten zu beobachten.

Die Ausbildung des Jahresringes begann nach K. Mischke[1]) in einem genauer beschriebenen Einzelfall Mitte April und nahm zu, bis im Mai ein Maximum der Bildung von Tracheïden erreicht wurde, von Mitte Juni an fiel die Wachstumsintensität schnell und sank Anfang Juli auf 0 (vielleicht als Folge geringer vorausgegangener Niederschläge?), Mitte Juli hob sie sich wieder, erreichte im August ein zweites Maximum, welches das erste übertraf, und fiel dann rasch, um Anfang September still zu stehn. Der von Mischke beobachtete Stillstand des Dickenwachstums im Sommer wurde von D. Christison[2]) bestätigt; er führt denselben auf den Umstand zurück, dass das gleichzeitig erfolgende rapide Wachstum der neuen Triebe die Baustoffe zu sehr in Anspruch nehme. Nach N. J. C. Müller[3]) beginnt im Frühjahr der Dickenzuwachs des Holzkörpers zuerst im Stamm und endet dort im Spätjahr zuletzt; in den Hauptästen beginnt er später als in den Zweigen, endet früher als im Stamm und später wie im Zweig; letzterer beginnt seinen Zuwachs später als der Stamm und früher als die Äste erster Ordnung, schliesst ihn hingegen zuerst ab.

Der Holzkörper, dem bei der Höhe des Baumes und der Belastung des Stammes durch die mit immergrüner Belaubung versehenen Äste eine bedeutende mechanische Leistung obliegt, zeigt, abgesehen von dem unten zu besprechenden Auftreten von Rotholz, keine in der Farbe hervortretende Differenzierung, sondern besitzt einen Kern, sog. Reifholz, welcher dieselbe helle Farbe zeigt, wie das Splintholz, sich aber von diesem durch geringeren Wassergehalt und durch eine Vermehrung der Trockensubstanz unterscheidet[4]). Die Ausbildung des

[1]) Beobachtungen über das Dickenwachstum der Coniferen. — Bot. Centralblatt. Bd. 44. 1890. S. 39 ff.

[2]) Transactions of the R. Soc. of Edinburg. Vol. 29. 1891. p. 101—120.

[3]) Botanische Untersuchungen. IV. Untersuchungen über die Molekularkräfte im Baum. Heidelberg 1875.

[4]) R. Hartig, Die Verschiedenheiten in der Qualität und im anatomischen Bau des Fichtenholzes. Forstlich-naturwiss. Zeitschrift. Bd. 1. 1892. S. 209.

Splintholzes hängt vornehmlich von dem Wasserbedarf der Krone ab; die Zahl der Splintringe im Stamm beträgt am unteren Ende nach R. Hartig[1]) durchschnittlich 37 und nimmt nach oben gesetzmässig ab, anfangs schnell, dann langsamer, so dass da, wo der Kern nahe dem Gipfel aufhört, in der Regel noch 15 Splintringe vorhanden sind. Hartig schliesst aus diesem Befunde, dass die älteren Splintringe an der aufwärts gerichteten Wasserbewegung unter normalen Verhältnissen sich nicht beteiligen, sondern ein Wasserreservoir des Baumes für die Zeiten der Not darstellen. An 6 von demselben Forscher[2]) auf ihren Wassergehalt untersuchten 65—80 Jahre alten Fichtenstämmen enthielt das Splintholz 55,7—68,9%, das Kernholz 23,7—39,9% Wasser, im gesamten Holz war am 9. Juli am meisten Wasser enthalten, von da bis Mitte Oktober sank der Wassergehalt allmählich, um im frostfreien Vorwinter ein zweites Maximum zu erreichen; in der Frostperiode sank der Wassergehalt bis Mitte März und stieg von da an so, dass er Mitte Mai dem Maximum sehr nahe stand. Das spez. Gewicht des Holzes im frischen Zustand beträgt im Mittel 0,76 mit Schwankungen von 0,40—1,07; die oberen Baumteile sind zu allen Jahreszeiten wasserreicher als die unteren.

Die Güte des Holzes wird insbesondere nach seinem spez. Trockengewicht beurteilt; dieses beträgt für die Fichtenstämme nach Hartig (25) 0,35—0,60, im Mittel 0,45, nach Schwappach (78) durchschnittlich 0,46 bei ganzen Stämmen im Alter von 100—120 Jahren. In verschiedenen Wachstumsgebieten zeigen sich hierin grosse Unterschiede: so fand Schwappach in den besten Fichtenstandorten ein spez. Trockengewicht von 0,50, in geringeren ein solches von 0,43. Das Holz in lichtem Stande erwachsener Bäume ist stets viel geringwertiger als das im Schlusse gewachsener, was jedenfalls mit der verschiedenen Ausbildung der Krone zusammenhängt; denn nach R. Hartig ist das Holzgewicht der Fichte um so grösser, je geringer die Transpiration der Krone ist. So wird es auch verständlich, dass mit dem Sinken des Höhen- und Dickenzuwachses in höheren Gebirgslagen eine beträchtliche Verbesserung der Holzqualität Hand in Hand geht. R. Hartig (25) fand z. B. an 25jährigen, in lichtem Stand in der Nähe von München bei 500 m Meereshöhe erwachsenen Fichten in 1,5 m Stammhöhe eine mittlere Jahrringbreite von 2,78 mm und ein spez. Trockengewicht von 0,412, dagegen bei einer Hochgebirgsfichte von 270 Jahren, in freiem Stand bei 1500 m Meereshöhe erwachsen, eine mittlere Jahrringbreite von 0,55—0,64 mm, aber ein spez. Trockengewicht von 0,476. In allen Altersperioden bilden die Stämme ein um so besseres Holz, je schwächer sie sind. In der Jugend bis zum 50. oder 60. Jahr zeigt der Stamm unten das schwerste Holz, mit Ausnahme des untersten Teiles, und eine gesetzmässige Abnahme nach oben bis zur Krone, in der die Schwere des Holzes wieder zunimmt. Am untersten Stammteil ersetzt Breite der Jahresringe den Mangel an Schwere. Im höheren Alter tritt an den Stämmen eine Zunahme des spez. Trockengewichtes ein[1]). Fichtenastholz hat das hohe spez. Trockengewicht von 0,721 (0,666 auf der oberen, 0,775 auf der unteren Seite), Wurzelholz nur ein solches von 0,418 (25).

Die Druckfestigkeit des Holzes ganzer Stämme von 100—120jährigem Alter beträgt nach Schwappach (71) für bessere Standorte durchschnittlich 460 kg pro qcm; sie steigert sich unter besonders günstigen Verhältnissen bis zu 510 kg und sinkt

---

[1]) Forstlich-naturwiss. Zeitschrift. Bd. 1. 1892. S. 209.

[2]) Untersuchungen aus dem forstbotanischen Institut zu München. II. Über die Verteilung der organischen Substanz, des Wassers und Luftraumes in den Bäumen. Berlin 1882.

an geringen Standorten auf 410 kg pro qcm. L. Tetmajer[1]), welcher für schweizerisches Holz nur eine Druckfestigkeit von 283 kg pro qcm angibt, fand eine Zugfestigkeit des Fichtenholzes von 624 kg und eine Biegungsfestigkeit von 435 kg pro qcm. Das Tragvermögen der verholzten Zellhautsubstanz wurde von H. Schellenberg[2]) im Mittel auf 15,275 kg pro qmm festgestellt, d. h. es stimmte ungefähr mit dem des Lärchenholzes überein, übertraf dasjenige des Kiefernholzes, blieb aber hinter dem des Tannenholzes (29,392 kg pro qmm) sehr bedeutend zurück.

Natürlich stehen die mechanischen Eigenschaften des Holzes in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Anteil der festen Holzsubstanz am Aufbau der Jahrringe und des ganzen Holzkörpers. Nach den Untersuchungen von H. Bertog (4) besitzt der Jahrring junger Fichten sehr wenig Herbstholz, mit dem Alter nimmt dieses erheblich zu, obwohl es immer hinter den hohen Herbstholzprozenten des Tannenholzes zurückbleibt; von unten nach oben nimmt im Stamme das Herbstholz, wie bei Tanne und Kiefer, allmählich ab. Ausser dem Anteil des Herbstholzes am Jahrringe wird das spez. Trockengewicht des Holzes noch durch die Querschnittfläche der Tracheïden und das Verhältnis zwischen Lumen und Wandung bei diesen bedingt. Beide erleiden mit zunehmendem Alter der Bäume Veränderungen und zeigen auf verschiedenen Standorten gewisse Unterschiede: so hatten z. B. 120-jährige Fichtenstämme in ihrem 90. Jahresring in 10,9 m Höhe Frühjahrstracheïden von 0,00115 qmm, 0,00084 qmm, 0,00077 qmm und 0,00067 qmm Querschnittfläche bei einer entsprechenden Wanddicke von 0,0046 mm, 0,0044 mm, 0,0038 mm; ein und derselbe Stamm zeigte in verschiedenen Höhen von unten nach oben aufsteigend im 105. Jahrring

in Höhe von	Querschnittflächen der Frühjahrstracheïden
1,3 m	0,00095 qmm
4,5 „	0,00098 „
7,7 „	0,00100 „
10,9 „	0,00101 „
14,1 „	0,00109 „
17,3 „	0,00108 „
20,5 „	0,00099 „
23,7 „	0,00084 „
26,9 „	0,00048 „

Diese Verhältnisse, Anteil des Herbstholzes, Querschnittfläche und Wanddicke der Tracheïden können sich in mannigfachster Weise kombinieren. So ist die Abnahme des Holzgewichtes von unten nach oben bis zur Krone eine Folge der Abnahme des Herbstholzanteiles, einer Verringerung des Wandungsdurchmessers der Tracheïden im allgemeinen, und endlich des Umstandes, dass die Querschnittfläche der Tracheïden bis zu einer gewissen Höhe zu- und dann wieder langsam abnimmt. Das Wiederansteigen des Holzgewichtes in der Krone erklärt sich vor allem aus dem Kleinerwerden der Holzelemente. Das schnelle Ansteigen des Holzgewichtes bis zum 70. Lebensjahr erfolgt gleichzeitig mit der Zunahme des Herbstholzes und der Verdickung der Tracheïdenwandungen, trotz der Vergrösserung des Tracheïden-Querschnittes. Die Steigerung des Holzgewichtes in schwächeren Stämmen gegenüber den stärkeren rührt davon her, dass die Querschnittfläche der Tracheïden in ihnen sich weniger vergrössert. Das hohe spez.

[1]) Methoden und Resultate der Prüfung der schweizerischen Bauhölzer. 2. Aufl. Zürich 1896.

[2]) Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik. Bd. 29. 1896. S. 242.

Trockengewicht des Astholzes hängt nach H. Fischer[1]) mit dem Überwiegen des Herbstholzes in allen Jahresringen, die Minderwertigkeit des Wurzelholzes mit dem Zurücktreten des Herbstholzes zusammen.

Abgesehen vom Herbstholz bildet sich unter Verhältnissen, wo an einen Baum aussergewöhnliche mechanische Anforderungen gemacht werden, eine zweite Art von Festigungsgewebe, das sog. Rotholz, aus. Es entsteht vornehmlich als Folge von Druckreiz, auch von geotropischem Reiz, z. B. an schief stehenden Stämmen auf der dem Boden zugewendeten Seite, an dem Winde preisgegebenen Bäumen auf der der herrschenden Windrichtung abgewendeten Seite, in den Ästen besonders auf der Unterseite wegen der grossen Last, welche die Äste bei verhältnismässig geringer Dicke zu tragen haben, ferner auch bei Verkrümmungen des Stammes oder der Äste, sowie bei der Ausbildung von Ersatzgipfeln an denjenigen Partien, wo durch die Krümmung besondere mechanische Leistungen erforderlich sind. Die Rotholzbildung kann einzelne oder mehrere Jahresringe, selbst den ganzen Stamm auf einer Seite einnehmen und ist meist mit einer Zunahme der Ringbreite verbunden. Solche Jahrringe enthalten nur sehr wenig helles Frühlingsholz und zeigen eine rotbraune Färbung. Das Rotholz ist von besonderer Härte und Sprödigkeit, an Wasser ärmer als das normale Holz, aber von einem viel höheren spez. Trockengewicht (0,7226). Die das Rotholz bildenden Tracheïden sind kürzer als im normalen Holz, auf dem Querschnitt kreisrund bis elliptisch, so dass häufig Intercellularräume zwischen ihnen entstehen, mit sehr dicken Wandungen und kleinen Höhlen versehen (10, 28, 29).

An der Oberseite der Zweige bildet sich wiederum eine andere Form von mechanischem Gewebe aus, welche R. Hartig (29) als Zugholz bezeichnet. Es entsteht unter dem Einfluss des unausgesetzten Zuges, den das Gewicht des Astes und der Benadelung auf das Cambium ausübt; seine Tracheïden sind sehr dickwandig und ihre tertiäre Membran ist spiralig gefaltet und ausserordentlich stark verholzt. Es besitzt die Eigenschaft in der Richtung der Längsachse nur sehr wenig (0,09%) zu schwinden und sich bei Quellung ein wenig (0,04%) zu verkürzen; das Rotholz dagegen schwindet in der Längsrichtung stark (1,287%) und verlängert sich bei der Quellung um 1,357%. So erklärt sich die auffallende Erscheinung, dass sich tote Fichtenäste beim Trocknen nach unten, beim Quellen nach oben umbiegen[2]).

Die als Reservestoffbehälter fungierenden Markstrahlen machen nach Bertog (4) 3—4% des ganzen Holzkörpers aus, sie enthalten im Winter und Frühjahr in ihren Zellen fettes Öl; die Fichte ist also, wie unsere übrigen Nadelhölzer, ein Fettbaum. Das Maximum der mittleren Anzahl der Markstrahlen (auf dem Tangentialschnitt) liegt nach H. Fischer[3]) im innersten Jahrringe, von hier nimmt die Zahl derselben nach aussen bis zu einem Minimum ab, welches sich lange Zeit konstant erhält. An einer 60jährigen Fichte fand Strasburger[4]) in den 24 jüngsten Jahrgängen lebende Markstrahlzellen, deren Zahl vom 12. Ringe an abnahm.

Die Menge der mineralischen Bestandteile des Stammholzes scheint nach dem Alter der Pflanzen und der Beschaffenheit des Standortes erhebliche Verschiedenheiten zu zeigen. So fand sich bei

---

[1]) Flora, Bd. 68. 1885. S. 263.

[2]) Diese hygroskopische Eigentümlichkeit wird z. B. in Berchtesgaden dazu benützt, um aus trocknen geschälten jungen Fichtenzweigen die Zeiger von „Wetterpropheten“ herzustellen.

[3]) a. a. O.

[4]) E. Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.

	Reinasche	in 100 Teilen Reinasche								
	%	K_2O	Na_2O	CaO	MgO	Fe_2O_3	Mn_3O_4	P_2O_5	SO_3	SiO_2
17jähr. Stämmen[1])	2.28	15.83	1.81	34.30	7.87	1.02	24.42	10.07	2.30	2.38
100jähr. Stämmen[2])	0.21	19.66	1.37	33.97	11.27	1.42	23.96	2.42	2.64	2.73

Im jugendlichen Zustand sind die Achsen grün gefärbt und von einer Epidermis bekleidet, welche mehrzellige einfache Haare und Harz absondernde Drüsenhare trägt, und durch Reihen oder Gruppen von dünnen sklerotischen Fasern verstärkt wird; ausserdem wird in den jüngsten Internodien eine breite, zart- und grosszellige Hypodermschicht angelegt. Die Tätigkeit des darunter um Mitte Juni sich ausbildenden Periderms schliesst im ersten Jahre mit der Produktion weniger Reihen dünnwandiger Korkzellen ab. Etwa mit dem 6. Jahre beginnt nach Mohl[3]) der äussere, abgestorbene Teil der Blattkissen in Form von Schuppen abzufallen und etwa im 20. Jahre tritt die Borkebildung ein. Die Korkplatten lassen im Stamm nur einen 3—4 mm dicken Mantel von lebender Rinde übrig, sie erreichen eine Grösse von mehreren qcm, ihr gegenseitiger Abstand beträgt an älteren Bäumen bis zu 3 mm. Sie sind häufig uneben, schichtenweise sklerotisch, flach muschelig, mit einer höckerigen Oberfläche, die von stellenweise angehäuften Steinzellen herrührt (53). Anfänglich ist die Borke, welche eine rötlichbraune oder rötlichgraue, bisweilen auch weisslichgraue Farbe zeigt, nur feinschuppig und von quer gezogenen Lentizellen durchsetzt, so dass sie fast glatt erscheint, erst mit dem 40. oder 50. Jahre beginnt vom Grunde des Stammes her die Ausbildung grober Schuppen, welche meistens eine rundliche Gestalt haben; an freistehenden Bäumen treten auch ansehnliche Längsfurchen auf. Die Borke wird selten über 1 cm dick (30); nach den Untersuchungen von Flury[4]) beträgt ihre durchschnittliche Dicke an Stämmen von einem Brusthöhendurchmesser von 40 cm in der Höhe von 1,3 m 8 mm, in der Höhe von 31 m 5 mm. Bei der sog. lärchenrindigen Fichte, einer Spielart, ist die Borke lärchenähnlich und sehr dick; bei einer andern Spielart, der Zitzenfichte, sitzen kegelförmige Korkhöcker der Borke auf (66). Der prozentische Anteil der Rinde am Aufbau des Stammes vergrössert sich vom unteren Ende nach aufwärts so, dass er oben den 2—4fachen Wert gegen unten erreicht; an den von R. Hartig (26) untersuchten Stämmen betrug das mittlere Rindenprozent etwa 9, aber mit Schwankungen von 4,3 (am unteren Ende) bis zu 23,3 (am oberen Ende schwacher Stämme). Die Rinde ist durch ihren Tanningehalt ausgezeichnet, der von 5—15% der Trockensubstanz schwankt (8); in den Zweigen nimmt er mit deren Alter allmählich ab, indem er nach Smirnow von 3,62% in 1jährigen Zweigen auf 3,00% in 6jährigen sinkt.[5]) — (K.)

Aus den zahlreichen Untersuchungen über die Harzproduktion der Fichte[6]) soll hier das in ökologischer Hinsicht wichtigste hervorgehoben werden.

---

[1]) E. Hoppe im Centralblatt f. d. gesamte Forstwesen. Bd. 26. 1900. S. 49.

[2]) E. Ebermayer, Physiologische Chemie der Pflanzen. Berlin 1882. S. 738. — Mittel aus 9 Analysen.

[3]) Botanische Zeitung. Bd. 17. 1859. S. 338.

[4]) Mitteilungen der schweiz. Centralanstalt f. d. forstl. Versuchswesen. Bd. 5. 1897. S. 191.

[5]) Botan. Jahresbericht. Bd. 8. Abt 2. 1880. S. 781.

[6]) Hauptsächlichste neuere Literatur über das Harz der Fichte:

Mayr, H. Entstehung u. Verteilung der Sekretions-Organe der Fichte u. Lärche. Botan. Centralblatt. Bd. 20. 1884.

Mer, E. De la formation du bois gras dans le sapin et l'épicéa. Comptes rend. de l'acad. des sc. 1887. S. 527.

Vorausgeschickt sei, dass sich bei der Fichte das Harz stets aus parenchymatischen Zellen bildet, entweder im Innern derselben, oder an ihrer Oberfläche aus einer „resinogenen Schicht“ der Membran.[1]) Wo prosenchymatische Elemente (Tracheïden) in Wand oder Inhalt harzhaltig sind (Verkienung), stammt das Harz stets anderswoher. Das Fichtenharz findet sich in folgenden Organen abgelagert:

A. Normale Harzbehälter (mit „physiologischem Sekret“ nach Tschirch): Harzhaare, Harzzellen, Harzgänge, Harzlücken.

B. Pathologische, infolge von Verwundung auftretende Harzbehälter (also mit „pathologischem Sekret“): Harzgallen, Harzrisse; auch Harzgänge können auf Wundreiz hin als pathologische Bildungen entstehen.

Die normalen Harzbehälter sind schizogene protogene Intercellularräume, nur in den Zapfenschuppen findet sich nach Hanausek[2]) das Harz in lysigenen Lücken. Die pathologischen Harzbildungen (Harzgallen) entstehen nach Tschirch u. a. lysigen.

Die Harzhaare (Terpentin- oder Harzdrüsenhaare) finden sich nur an den einjährigen Trieben auf den Blattkissen neben zahlreichen einfachen Haaren; in ihrer grossen, köpfchenförmigen Endzelle wird Harz unter der Cuticula ausgeschieden, welche sich blasenförmig emporwölbt und schliesslich platzt.

Als Harzzellen oder Harzschläuche erscheinen alle Markstrahl- und Holz-

---

Conwentz, H. Monographie der baltischen Bernsteinbäume. Danzig 1890.

Mayr, H. S. Lit.-Verz. Nr. 46.

Anderson, A. P. Über abnorme Bildung von Harzbehältern und andere zugleich auftretende anatomische Veränderungen im Holz erkrankter Coniferen. Forstlich-naturwiss. Zeitschrift. Bd. 5. 1896. S. 439.

Nottberg, P. Experimentale Untersuchungen über die Entstehung der Harzgallen und verwandter Gebilde bei unsern Abietineen. Dissert. Bern 1897.

Brüning, E. Über die Harzbalsame von *Abies canadensis*, *Picea vulgaris* und *Pinus Pinaster*. Dissert. Bern 1900.

Tschirch, A. Die Harze und die Harzbehälter. Leipzig 1900.

Faber, E. Experimental-Untersuchungen über die Entstehung des Harzflusses bei den Abietineen. Dissert. Bern 1901.

Koch, M. Über das Harz von *Dammara orientalis* und über die siebenbürgische *Resina Pini* von *Picea vulgaris*. Dissert. Jena 1902.

[1]) Tschirch, welcher durch seine umfassenden Arbeiten zu der Überzeugung gekommen ist, dass das Harz niemals mit Wasser imbibierte Membranen passiert, lässt das Harz in einer quellbaren „resinogenen Schicht“ entstehen, die der Zellwand entweder innen oder aussen anliegt. Im ersteren Fall (beim Wundparenchym) lässt er es ausdrücklich unentschieden, ob diese Schicht der Wand oder dem Plasma angehört; im letzteren Fall, der beim Epithel der Harzgänge eintritt, hält er die Plasmanatur der den Intercellulargang auskleidenden Schicht für unwahrscheinlich. Durch die neuen Untersuchungen von L. Kny (Berichte der Deutschen Botan. Ges. Bd. 22. 1904. S. 29), welcher intercellulares Protoplasma in den Kotyledonen gewisser Leguminosen unwiderleglich nachwies, scheint mir die Frage nach der Natur der resinogenen Schicht in ein neues Stadium getreten zu sein. Während in Übereinstimmung mit Tschirch zahlreiche Forscher (Sanio, de Bary, Mayr, Franchimont, A. Meyer) innerhalb der Sekretionszellen nie Harztropfen beobachtet haben, gibt Frau E. Schwabach an, dass innerhalb der sezernierenden Zellen in den Harzgängen der Coniferennadeln Harztropfen nachzuweisen seien. (Berichte der Deutschen Botan. Ges. Bd. 17. 1899. S. 291, und Bd. 18. 1900. S. 417. Vergl. daselbst Bd. 19. 1901. S. 25.)

[2]) Über die Harzgänge in den Zapfenschuppen einiger Coniferen. 16. Jahresber. der Landesoberrealschule in Krems 1879.

parenchym-Zellen und alle Querparenchym-Zellen der Rinde. Hier wird das Harz im Innern der Zelle erzeugt und bleibt in derselben, besonders bei der Verkernung. In einem bestimmten Fall fand H. Mayr, dass auf 100 qmm Tangentialfläche 4,396 qmm harzführende Parenchymzellen (mehr als bei der Kiefer, weniger als bei der Tanne) kamen; sie waren in 32 Markstrahlen von je 7 Zellen Höhe enthalten. Die trachealen Elemente des Holzes sind im normalen Zustande stets harzfrei.

Die Harzgänge entstehen durch Auseinanderweichen von Zellen jugendlicher Gewebe und enthalten das Harz in der Lücke zwischen den auseinandergewichenen Zellen; sie finden sich in allen Organen der Fichte, in Wurzeln (mit Ausnahme der allerfeinsten), Stamm, Nadeln, Knospenschuppen, Achsen der männlichen Blüten, Zapfen und Samen.

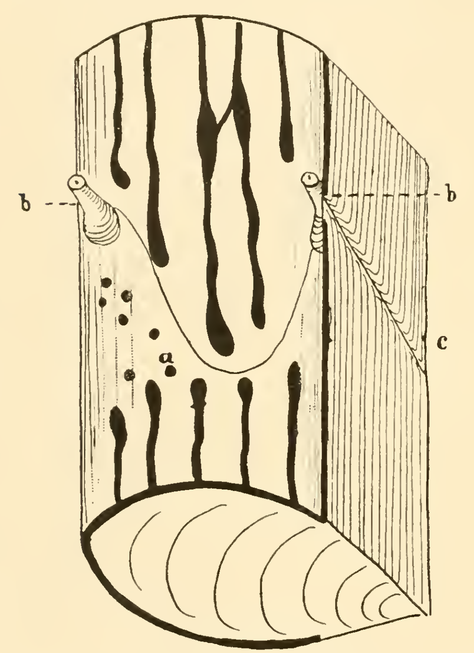


Fig. 60. *Picea excelsa.* Verhalten der Rindenharzgänge an der Grenze zweier Jahrestriebe: es besteht keine Verbindung zwischen denselben. a—c die wirkliche, b—b die scheinbare Jahrestriebgrenze. 10:1. (Nach Mayr.)

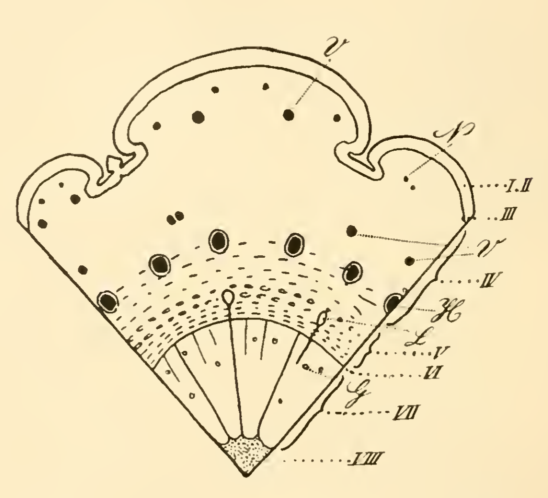


Fig. 61. *Picea excelsa.* Verteilung der Harzgänge auf dem Querschnitt eines einjährigen Zweiges.
I. II Epidermis mit Hypoderm, III Kork, IV Primäre Rinde, V Phloëm, VI Cambium, VII Holz, VIII Mark, H Hauptrindengänge (in der primären Rinde), V Verbindungsgänge, N Nebengänge, L Harzlücken im Phloëm (als Endigungen eines horizontalen Markstrahlen-Harzganges), G Harzgänge im Holz. 10:1. (Nach Mayr).

In der Wurzel beginnt die Xylembildung am Umfange des diarchen oder triarchen Gefässbündels; jeder dieser Xylemstränge enthält einen vertikalen Harzgang, der mit den andern durch quere Anastomosen verbunden ist und zahlreiche Horizontalgänge hervorbringt. Nur die weisse Wurzelspitze und die allerfeinsten Würzelchen entbehren des Harzes.

Im oberirdischen Achsengerüst sind zwei von einander völlig unabhängige Systeme von Harzgängen vorhanden, eines in der primären Rinde und eines im Holze und Baste.

Die Harzgänge der Rinde sind ausnahmslos Vertikalgänge, die durch Verzweigung innerhalb eines Jahrestriebes zusammenhängen, aber mit den Harzsystemen des älteren oder jüngeren Jahrestriebes nicht in Verbindung stehen (Fig. 60).

Ihre Entstehung fällt in die Jugend des Triebes, wo sie unmittelbar unter der Vegetationsspitze angelegt werden, sich, mit dieser Schritt haltend, stets nach oben verlängern und im Herbst in blinde Endigungen auslaufen. H. Mayr unterscheidet Hauptrindengänge, Verbindungsgänge und Nebengänge, deren gegesetzmässige Anordnung in Fig. 61 dargestellt ist; man findet auf dem Querschnitt eines kräftigen einjährigen Triebes im primären inneren Rindengewebe bis über 100 Harzgänge, deren ursprünglich regelmässige Anordnung beim fortschreitenden Dickenwachstum gestört wird. Der Querschnitt der Hauptrindengänge ist vom 2. Jahre an eine tangential breitgezogene Ellispe, deren kleinerer Durchmesser 0,5 mm, der grössere höchstens 4 mm beträgt. Sie endigen oben und unten blind, entstehen in der Zahl von 8—26 und anastomosieren untereinander; an ihren Verzweigungsstellen finden sich taschenartige Erweiterungen (Fig. 62). Der Inhalt der Rindenharzgänge besteht zunächst aus klarem dünnflüssigem Balsam, aber schon im 4jährigen Trieb zeigt die Mehrzahl der Hauptrindengänge zum Teil einen harten braunen Inhalt, zum andern Teil eine Ausfüllung mit weissem thyllenartigem Gewebe, welches von den Epithelzellen des Ganges abstammt.

Durch die Kork- und Borkebildungen werden die Rindengänge allmählich herausgeschnitten und ausser Funktion gesetzt, ihrem Tode geht immer eine Thyllenbildung voraus, welche das Harz nach der lebend bleibenden Partie verdrängt, den Kanal schliesst und ein Ausfliessen von Harz beim Abfallen der Borkeschuppen verhindert. Schon um Mitte Juni des ersten Jahres werden die Verbindungs- und Nebengänge im Blattkissen durch das Periderm abgeschnitten, dann erfolgt die tiefer greifende Borkebildung, welche schliesslich auch die Hauptgänge erfasst. Der Zeitpunkt, an welchem diese Borkebildung beginnt, ist je nach den äusseren Bedingungen sehr verschieden: je sonniger und freier der Standort, desto früher geht sie vor sich, da sie ja ein Schutzmittel gegen zu starke Transpiration ist. In einem etwa 70jährigen, am Waldessaum stehenden Baume beginnt ungefähr vom 13. Jahrestrieb an (von oben gerechnet) die Zahl der lebenden Harzkanäle in der Rinde infolge ihres Eingehens in die Borkebildung abzunehmen, und von hier aus sinkt ihre Zahl nach unten stetig, auf der Südseite schneller als auf der Nordseite. Im 60. Jahrestrieb (von oben) ist keine primäre Rinde mehr vorhanden und fehlen also auch alle Vertikalgänge; ebenso fehlen sie von dieser Gegend an stammabwärts bis zu der Wurzelspitze.

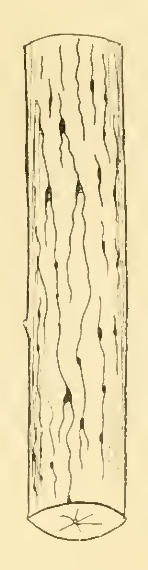


Fig. 62. *Picea excelsa.* Zweig, an dem durch Entfernen der äussersten Rindenschicht die Harzgänge der primären Rinde freigelegt sind.
Man sieht die Erweiterungen an den Verzweigungsstellen und im Verlauf der Kanäle. (Nach E. Faber.)

Ganz unabhängig von den Rindengängen verläuft das System der Harzbehälter in Holz und Bast. Dieses ist durchaus ein Produkt des Cambiums und entsteht bei der ersten Differenzierung der sekundären Holz- und Bastelemente; die Ausbildung der Kanäle erreicht hier ihren Abschluss mit der Fertigstellung des Jahrringes. Dieses Kanalsystem setzt sich aus Vertikal- und Horizontalgängen zusammen, erstere nur im Holz verlaufend, letztere in den Markstrahlen und mit ihnen in den Bast hinaustretend. Die sekundäre Rinde enthält also nur Horizontalgänge: ihre blinden Endigungen schwellen oft blasenartig an und bilden dann „Harzlücken“, niemals aber tritt eine Verbindung zwischen Holz- und Rindengängen ein. Die Vertikalgänge des Holzes haben

eine beschränkte Länge, im unteren Stammteil älterer Fichten eine solche von ca. 70 cm, im oberen von 40 cm. 1 m lang werden sie wohl nie; sie endigen entweder blind, oder legen sich an Nachbarkanäle an, bilden aber niemals die Fortsetzung von Gängen eines anderen Jahrringes. Trotzdem kommunizieren die Holzgänge durch die Horizontalkanäle miteinander; diese entspringen immer von einem Vertikalgang des Holzes derart, dass durchschnittlich ein solcher auf je 1 cm seiner Höhe vier Horizontalgänge erzeugt, und wo dieselben einen andern Vertikalgang kreuzen, treten sie mit ihm in Verbindung. Im Durchschnitt kann man auf die Gesamtlänge eines Vertikalganges ca. 30 Verbindungen rechnen.

Folgende, den Arbeiten von H. Mayr entnommene Beispiele sind geeignet, eine genauere Vorstellung von der Zahl und Verteilungsweise der Harzgänge in Holz und sekundärer Rinde zu vermitteln. Die Anzahl der Vertikalgänge auf dem Querschnitt einer 10jährigen Fichte betrug 804, bei einer 90jährigen Fichte in der Mitte ihrer Stammhöhe ca. 44000. Von den Horizontalgängen im Holz kommen auf 1 qcm tangentialer Oberfläche im Erdstamm 58—68, im astlosen Schaft 51—57, im Kronenstamm 70—78, in der Wurzel 122; die Gesamtzahl der Horizontalgänge, die allein im Schaft einer 90jährigen Fichte vom Holz in den Bast übertreten, berechnete sich bei einer Stammoberfläche von 22,687 qm auf 14105500. Die durchschnittliche Weite der Vertikal- und Horizontalgänge ist bei der Fichte geringer als bei den übrigen verglichenen Nadelhölzern: wenn man die Weite eines Vertikalganges der Weymouthskiefer = 10 setzt, so beträgt sie bei der gem. Kiefer 9, bei der Arve 8, bei der Bergkiefer 7, bei der Fichte 6; die Weite eines Horizontalganges ist, damit verglichen, bei der Weymouthskiefer = 4, der gem. Kiefer = 3.5, der Fichte = 3.

Nur im Splint führen die Harzgänge flüssigen Balsam, mit dem Übergang in Kernholz werden sie durch Thyllenbildung verschlossen und ausser Tätigkeit gesetzt. Deshalb sieht man an einem frisch abgesägten Stumpf nur im Umfange einen ein bis mehrere cm breiten, dem Splint entsprechenden Streifen mit herausgequollenem Harz bedeckt, während der innere Zylinder harzfrei ist.

Über den absoluten Gehalt des Fichtenholzes an festem Harz geben folgende Zahlen Auskunft, welche sich auf eine von H. Mayr untersuchte 100jährige Fichte von Grafrath bei München beziehen. In 1 kg des absolut trockenen Holzes enthielten:

der Erdstamm . .	16.4	g festes	Harz	von	0.409	spez.	Gew.
der astlose Schaft .	16.01	„ „	„	„	0.412	„	„
der Kronenstamm .	16.3	„ „	„	„	0.477	„	„
lebende Äste . .	58.09	„ „	„	„	0.562	„	„
Wurzeln	98.57	„ „	„	„	0.384	„	„

Wurzel- und Astholz zeigte im Kern einen bedeutend grösseren Harzgehalt, als im Splint; im Stammholz dagegen war der Splint reicher an Harz (19,45 g) als der Kern (14,98 g), indessen vermutet Mayr, dass diese Zahlen auf einem Fehler beruhen, der durch die Anwesenheit irgend eines verunreinigenden Körpers, welcher beim Auflösen des Harzes mit in Lösung ging, veranlasst wurde.

Die pathologischen Harzvorkommnisse sind: Harzreiches Wundparenchym (Fig. 63), Harzgallen, Harzflüsse und Verkienung. Ganz allgemein wird bei Verletzungen vom Cambium Wundparenchym gebildet, auch auf Frostwirkung reagiert das Cambium mit harzreichem Wundparenchym (sog. innere Überwallung). Als Harzgallen [1]) bezeichnet man grosse (taler- bis handgrosse, bis $^1/_2$ cm dicke) Lücken im Holz der Coniferen, die mit Harz erfüllt sind. Sie entstehen nach

[1]) Vgl. L. Dippel in Botan. Zeitung. Bd. 21. 1863. S. 254; C. Ratzeburg, Die Waldverderbnis. Bd. 2. 1868. S. 4; besonders Conwentz, Tschirch und Nottberg a. a. O.

Tschirch und Nottberg stets infolge einer Verwundung als Reaktion auf den Wundreiz[1]). Dabei bildet das Cambium zuerst ein Wundparenchym, dann ein Tracheïdenparenchym (Mittelform zwischen Parenchym und Tracheïden), und diese Parenchyme erzeugen das Harz anfänglich im Zellinnern; zuletzt werden auch die Wände zerstört, ob sie in Harz verwandelt werden, lässt Tschirch unentschieden. Schliesslich bleibt nur noch eine Hülle von intaktem Wundparenchym übrig, welche das Harz umschliesst. Auch in dem rings um die Galle gebildeten Wundholz werden Harzgänge in stark vermehrter Anzahl angelegt.

Unter Harzfluss (Resinosis) versteht man das Austreten von Harz infolge von Verwundungen. Tschirch unterscheidet primären Harzfluss, aus den schon vorhandenen normalen Harzbehältern stammend, die ja infolge ihrer Kommunikation beträchtliche Harzmengen liefern können, und sekundären Harzfluss, aus nachträglich infolge des Wundreizes angelegten Behältern hervorgehend. Dieser „Wundbalsam" stammt ausschliesslich aus den in enormer Zahl entstehenden pathologischen Harzkanälen des nach der Verwundung neu gebildeten Holzes; die Rinde beteiligt sich an seiner Bildung in keiner Weise. Die pathologischen Kanäle (Fig. 63) entstehen schizogen, anastomosieren in tangentialer Richtung miteinander und münden offen in die Wunde aus. Sie bilden sich, soweit der Wundreiz reicht, im Mittel bis 6 cm oberhalb, bis $2^1/_2$ cm unterhalb der Wunde, in einzelnen Fällen mehr als doppelt so weit; sobald die Wunde geheilt ist, hört ihre Ausbildung auf. Im Wundholz der Fichte fand Vöchting[2]) 7mal so viel Harzgänge als im normalen Holz; Ratzeburg[3]) nennt solche dicht gedrängte Kanäle „Harzketten".

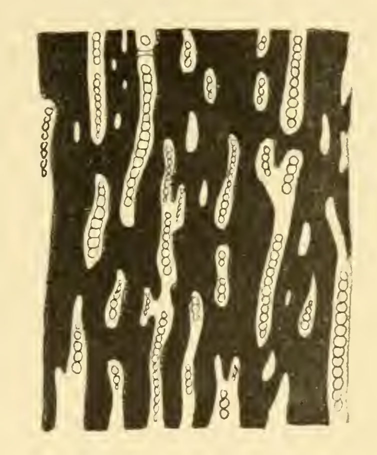


Fig. 63. *Picea excelsa.* Pathologische Harzkanäle aus dem Wundholz eines Zweiges im Tangentialschnitt, schematisiert.

Die schwarzen Flächen sind die anastomosierenden Harzkanäle, dazwischen die Markstrahlen. 50 : 1. (Nach Faber.)

Die Zusammensetzung des Fichtenharzes ist wechselnd. Brüning untersuchte den „Juraterpentin", d. h. das aus dem Stamm der Fichte gewonnene Handelsprodukt, welches aus Einschnitten hervortritt und mit Wasser geknetet wird. In dem durch Auflösen in Äther von den zahlreichen Verunreinigungen befreiten Terpentin fanden sich:

a) Freie Harzsäuren, nämlich 2—3 % Picea-Pimarinsäure ($C_{13}H_{20}O_2$), 1,5—2 % Picea-Pimarsäure ($C_{20}H_{30}O_2$), 48—50 % α- und β-Picea-Pimarolsäure ($C_{25}H_{41}O_2$).

b) Resene, nämlich 10—12 % Juroresen ($C_{21}H_{36}O$).

c) 32—33 % eines ätherischen Öles, das nach Bertram und Waldbaur[4]) l-Pinen, ferner l-Phellandren und Dipenten, in den höher siedenden Anteilen Bornylacetat und Cadinen enthält.

---

[1]) Nach H. Mayr (a. a. O.) entstehen dagegen die Harzgallen durch Einpressen von Harz aus den Horizontalgängen in die Cambiumschichten, welche dadurch gleichsam gespalten werden. Das Harz tötet die umflossenen Zellen und wird schliesslich durch Umhüllung mit Wundparenchym unschädlich gemacht.

[2]) H. Vöchting, Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892. S. 139 f.

[3]) A. a. O. Bd. 1. S. 90.

[4]) Zitiert von Gildemeister und Hoffmann, Die ätherischen Öle. Berlin 1899. S. 336.

d) 1—2 % Bitterstoff, Bernsteinsäure, Farbstoff, verunreinigende Substanzen und Wasser.

M. Koch fand in siebenbürgischem käuflichem Fichtenharz etwas andere Prozentzahlen und etwas andere Formeln für die freien Harzsäuren und das Resen.

Die Verkienung, d. h. die abnorme Durchtränkung des Holzes mit Harz, wobei über 150 g festes Harz in 1 kg absolut trockenen Holzes vorkommen können, ist bei der Fichte seltener und weniger kräftig, als bei der Kiefer. Sie wird bedingt durch das Absterben der Zellen, deren Wände austrocknen und dadurch für das Harz permeabel werden; durch das Aufhören des Turgors entsteht eine Stelle geringen Widerstandes, nach welcher hin das Harz von den lebenden turgeszenten Zellen gepresst wird (H. Mayr a. a. O.).

Über die ökologische Bedeutung des Harzes für die Fichte gehen die Ansichten sehr auseinander. Auf der einen Seite erklärt H. Mayr (46) das Harz für ein nutzloses Nebenprodukt des Stoffwechsels, das weder für die Ernährung noch für die Fortpflanzung irgend eine Bedeutung mehr habe, und darüber, dass es im Stoffwechsel keine weitere Rolle spielt, also ein echtes Sekret ist, herrscht allgemeine Übereinstimmung. Andererseits aber wird geltend gemacht, dass das Harz von mehrfachem Nutzen für den Baum ist, und zwar nach folgenden Richtungen.

Das feste Harz erhöht die Dauer und Widerstandsfähigkeit des Holzes gegen klimatische und parasitäre Angriffe, letzteres freilich nur in beschränktem Masse, da ja der übrige, von Pilzen etc. angreifbare Teil der Holzmasse bei weitem überwiegt.

Die Verkienung entsteht immer infolge von Verwundungen und ist als Schutzholzbildung[1]) zu bezeichnen. Auch ist eine Beobachtung von Nottberg (a. a. O.) bemerkenswert, wonach bei Verwundung eines Fichtenzweiges meistens der von der Wunde abgekehrte Teil des Zweiges verkient, was vielleicht die Bedeutung hat, alles Wasser der Verwundungsstelle zuzuleiten, um den Heilungsprozess zu unterstützen.

Das flüssige Harz ist ein Wundbalsam, der die frische Wundfläche überzieht und sie vor Fäulnis und Parasitenangriffen schützt; freilich auch nur in unvollkommener Weise, denn manche Pilze (*Nectria*, *Pestalozzia*) wachsen sehr gut im Harzbalsam, und gewisse Wicklerraupen brauchen geradezu das Harz zum Bau ihrer Gehäuse. Diese Rolle des Harzes bei einem vorläufigen Wundverschluss ist auch bei Angriffen von Schmarotzern deutlich ersichtlich. So bilden sich nach dem Frass des Fichtenrindenwicklers (*Tortrix dorsana* Hb.) in den Überwallungsschichten viele Harzkanäle, ebenso in den durch Nonnenfrass beschädigten Fichtenzweigen und an den von *Agaricus melleus* Vahl. und *Polyporus annosus* Fr. befallenen Bäumen (Harzsticken). Der harzerzeugende Wundreiz erstreckt sich nach Anderson (a. a. O.) sogar so weit, dass oberhalb der infizierten Stelle im ganzen Stamm die Harzkanäle vermehrt werden. Dass jedoch durch die vermehrte Harzproduktion dem Weiterwachsen des Pilzes Einhalt getan würde, die Verharzung sich also als Schutzmittel gegen den Pilz erwiese, das ist bei der Fichte nie beobachtet worden; wohl aber erwähnt Frank[2]) von der harzreicheren Kiefer, dass durch starke Verkienung des Holzes dem Vordringen des *Polyporus* im Stamme Halt geboten werde.

Wegen seiner Klebrigkeit und seines Gehaltes an Bitterstoff ist das Harz ein Schutzmittel gegen Tierfrass. Der Bitterstoff erfüllt die dafür neuerdings

---

[1]) B. Frank, Die Krankheiten der Pflanzen. 2. Aufl. Bd. 1. 1895. S. 41.
[2]) A. a. O. Bd. 2. S. 223.

von Stahl[1]) aufgestellte Bedingung, im Speichel löslich zu sein. Gegen welche Tiere aber das Harz schützt, ist nicht nachgewiesen; gegen Schnecken, die ja höchstens der Keimpflanze gefährlich werden könnten, kaum, denn die oberirdischen Teile des Keimlinges sind harzfrei. Nach Stahl (178) sind die Keimpflanzen allerdings gegen Schneckenfrass geschützt, doch gibt er nicht an, wodurch (Gerbstoff?). Sicher ist, dass das Harz der Fichte gegen zahllose tierische und pflanzliche Feinde keinen ausreichenden Schutz gewährt, denn besonders in der Insektenwelt ist die Zahl der in Rinde und Holz, sowie an den Nadeln fressenden Feinde Legion. Ausserdem schädigt das Rotwild den Baum durch Verbeissen. Ziegen fressen die harzreichen jungen Triebe, und Hirsche schälen die harzreiche Rinde ab, um sie zu verzehren, verursachen auch, ebenso wie Rehe, durch Fegen umfangreiche Verwundungen. — (Sch.)



Fig. 64. *Picea excelsa.* Weibliche Blüte. 2 : 1. (Orig. Votteler.)

Die Fichte wird in der Regel im 30.—40. Lebensjahr blühbar, auf sehr magerem sonnigem Boden oft schon mit dem 15. Jahr, doch tritt eine reichliche Samenproduktion erst vom 50., in dichtem Schluss vom 70. Jahre ab ein; junge und überjährige Exemplare bringen nur weibliche Blüten[2]), die von ersteren produzierten Samen sind gewöhnlich taub (224). Im mittleren und höheren Alter tragen die Bäume alle 3—4 Jahre reichlich Samen. Als Resultat 20jähriger statistischer Erhebungen über die Ernteergebnisse der Fichte in Preussen stellte Schwappach[3]) folgendes fest: Die Jahre mit sehr guten bezw. sehr geringen Ernten wechselten fast regelmässig ab, und alle 3 Jahre wird im Durchschnitt das einer vollen Ernte entsprechende Samenquantum erzeugt: wie bei der

---

[1]) E. Stahl, Die Schutzmittel der Flechten gegen Tierfrass. Festschrift zum 70. Geburtstag von Ernst Haeckel. Jena 1904. S. 371.

[2]) Botan. Jahresbericht Bd. 14, Abt. 2. 1886. S. 411.

[3]) Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen. Bd. 27. 1895. S. 147.

Kiefer verkürzt sich diese Periode unter sehr günstigen Umständen auf 2 Jahre und erhöht sich unter sehr ungünstigen auf 4 Jahre. Während Schwappach als durchnittlichen jährlichen Samenertrag 37 % einer vollen guten Samenernte feststellte, fand Wimmenauer[1]) bei einer etwas anderen Berechnungsweise 45 % als Durchschnitt. An der oberen Höhengrenze tritt nur selten Samenreife ein[2]).

Wie die Weisstanne, so ist auch die Fichte einhäusig und anemogam; sehr selten sind ganz männliche Exemplare[3]) und Zwitterblüten, diese meist mit an der Basis, doch auch mit an der Spitze der Blüten stehenden Staubblättern[4]), beobachtet worden. Die Blütezeit fällt meistens in den Mai (Giessen durchschnittlich 6. Mai; Eberswalde nach 20jährigen Beobachtungen vom 2.—27., durchschnittlich 13. Mai), im Süden Ende April, im Norden und in höheren Gebirgen in den Juni; im allgemeinen blüht die Fichte 1—2 Wochen früher als die Kiefer.

Die weiblichen Blüten treten, obwohl nicht in einer so ausgesprochenen Weise wie bei der Tanne, an den Zweigen des Gipfels auf (namentlich bei der grünzapfigen Abart steigen sie weit herab), zeigen sich im Sommer als braune Knospen an den Enden der Jahrestriebe und sind im nächsten Frühjahr entwickelt. Sie stehen aufrecht (Fig. 64), sind ca. 6 cm lang, 2 cm dick, zylindrisch, von einer schön purpurroten Farbe, die wohl als Schutzmittel gegen niedere

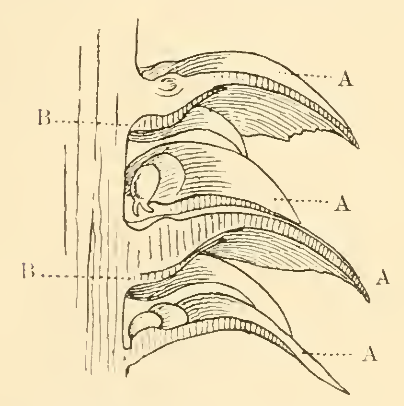


Fig. 65. *Picea excelsa.*
Stück eines Längsschnittes durch die weibliche Blüte.
A Fruchtschuppen mit Samenanlagen, B Deckschuppen. 6 : 1. (Orig. K.)

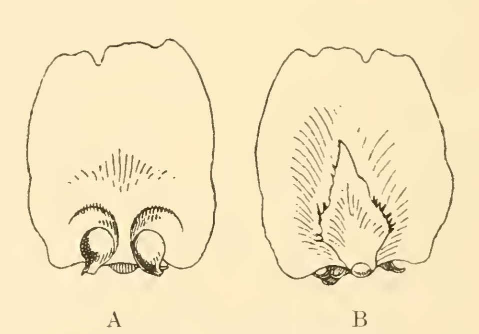


Fig. 66. *Picea excelsa.*
A Fruchtschuppe von der Oberseite, mit den beiden Samenanlagen an ihrem Grunde; B dieselbe von der Unterseite mit der viel kleineren Deckschuppe. 6 : 1. (Orig. K.)

Temperaturen und als Beförderungsmittel der Stoffwechsel- und Wachstumsprozesse bei der Befruchtung durch Begünstigung der Wärmeabsorption zu deuten ist (**180**). An einem in der Nähe von Hohenheim stehenden Baume beobachtete ich, dass alle seine weiblichen Blüten eine hellgrüne Farbe, wie die der Tanne, zeigten. Nach aussen treten die etwas abwärts gebogenen Enden der dünnen, ovalen, abgestutzten Fruchtschuppen hervor, welche an ihrem aufsteigenden Grunde die beiden mit einem 2lappigen Mikropylenfortsatz versehenen Samenanlagen tragen, die ihre Mikropyle nach unten wenden (Fig. 65 und 66). Die

[1]) Die Hauptergebnisse zehnjähriger, forstlich-phänologischer Beobachtungen in Deutschland 1885—1894. Berlin 1897. — Die Beobachtungen erstrecken sich auf 242 Stationen; Bayern fehlt.

[2]) Centralblatt f. d. ges. Forstwesen. Bd. 6. 1884. S. 281.

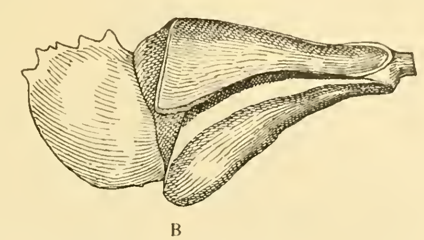
[3]) O. Sendtner, Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns. München 1854. S. 528.

[4]) Th. Bail in Verhandl. d. Naturf. Gesellsch. Danzig. N. F., Bd. 2. 1869. — C. v. Keissler in Österr. Botan. Zeitschrift. Bd. 49. 1899, Nr. 8.

schmalen spitzen, am Rande gezähnten Deckschuppen (Fig. 66 B) haben zur Blütezeit nur etwa die halbe Länge der Fruchtschuppen, vergrössern sich nach der Blüte kaum, lassen sich aber am reifen Zapfen als kleine zungenförmige Schüppchen am Grunde der Fruchtschuppen leicht erkennen.

Die männlichen Blüten (Fig. 67 A) erscheinen als rote, Erdbeeren ähnliche Knospen meistens auf den Flanken vorjähriger Zweige an den herabhängenden





A B

Fig. 67. *Picea excelsa.*
A Männliche Blüte, 2:1. (Orig. Votteler). B Ein Staubblatt an der Unterseite mit den beiden entleerten Pollensäcken, 15:1. (Orig. K.)

Ästen zwischen den Nadeln, seltener als Endknospen von Seitenzweigen; sie sind anfänglich horizontal oder schräg nach abwärts gerichtet, krümmen sich aber beim Aufblühen, währenddem sich die Blütenaxe fast auf das doppelte der anfänglichen Länge streckt und die Antheren infolgedessen auseinanderrücken, aufrecht oder schräg aufwärts (23). Im ausgewachsenen Zustand zeigen sie eine rotgelbe Farbe, ihre Antheren (Fig. 67 B) besitzen purpurrote, am Rande gezähnte Connectivkämme, welche fast rechtwinklig aufwärts gebogen sind, ihre beiden nach abwärts gerichteten Pollensäcke öffnen sich mit je einem Längsspalt, der aber schief zur Medianebene der Staubblätter verläuft (23), und der gelbe mehlige Pollen fällt leicht heraus, um entweder sogleich oder nach zeitweiser Ablagerung auf dem Rücken tiefer stehender Staubblätter vom Winde fortgetragen zu werden. Die Pollenkörner besitzen, wie die der Tanne, zwei Luftblasen und sind auch ungefähr von derselben Grösse. Noch häufiger als der Tannenpollen veranlassen sie die Erscheinungen des Schwefelregens und der Seeblüte (Fig. 68) und geben dabei nicht selten einen Beweis für ihre Transportfähigkeit durch den Wind: so wurde z. B. in der Umgebung von München i. J. 1886 ein Schwefelregen von Fichtenpollen beobachtet, der mindestens 8 km weit vom Winde fortgetragen sein musste (**34**). Einige wenige Käfer wurden als Besucher der (männlichen?) Fichtenblüten beobachtet (**102**).



Fig. 68. *Picea excelsa*
Seeblüte vom Bodensee, aus Pollen der Fichte (die grossen Pollenkörner) und der Kiefer gebildet. 130 : 1. (Aus: Früh und Schröter, Die Moore der Schweiz. Zürich 1904. Gez. v. Boltshauser).

Die Bestäubung erfolgt in ähnlicher Weise, wie bei der Tanne, nur dass die Fruchtschuppen wie bei der Gattung *Pinus* die Leitung des hinabrollenden Pollens zu den Samenanlagen übernehmen (73, 74). Da männliche und weibliche Blüten eines Baumes in der Regel gleichzeitig geschlechtsreif zu sein scheinen, so kann, trotzdem die weiblichen Blüten meistens höher stehen, autogenetische Bestäubung wohl eintreten, doch scheint sie von sehr geringer Fruchtbarkeit gefolgt zu sein; wenigstens beobachtete Borggreve[1]), dass eine isoliert stehende Fichte fast nur taube Samen hervorbrachte. Er deutet diese Tatsache allerdings als Folge einer starken Metandrie, welche er an diesem Exemplar und auch sonst an den Fichten bemerkt haben will. Nach der Bestäubung senken sich

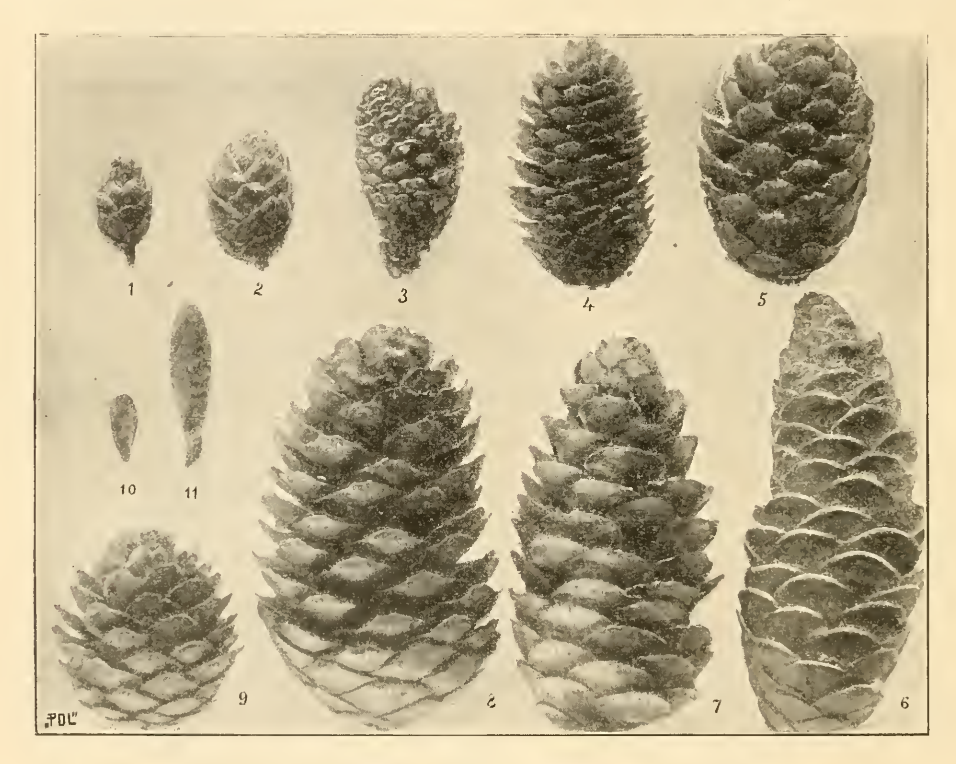


Fig. 69. *Picea excelsa.* Kümmerzapfen und Zwergzapfen.

1—5 Kümmerzapfen; 1, 2 mit tauben Samen, aber normalen, sich ablösenden Flügeln (Livland), 3 mit tauben Samen und unausgebildeten, sich nicht lösenden Flügeln (Schweiz). 6—9 Zwergzapfen mit guten Samen, 6 von var. obovata Ledeb. (Lappland), 7 von var. fennica Regel (Schweiz), 8, 9 von var. europaea Tepl. (Schweiz). 1 : 1. (Aus Schröter, Lit. 66).

die jungen Zapfen nach unten, bekommen, während ihre Fruchtschuppen sich aufrichten und dicht aneinander legen, sodass die in der mittleren Partie der Schuppen stehenden kurzen Haare ineinander greifen (79), eine grüne Farbe und reifen dann im Oktober desselben Jahres. In seltenen Fällen bleiben die Schuppen am ganzen Zapfen oder wenigstens in seinem oberen Teil abnormer Weise zurückgeschlagen, sodass sehr sonderbare Formen entstehen, die zuerst Brügger[2]) als „Krüppelzapfen" beschrieben hat; Fig. 70 zeigt diese und andere Hemmungsbildungen an Fichtenzapfen. Da in drei von den 24 bis jetzt beobachteten

[1]) Forstliche Blätter. N. F. Bd. 4. 1875. S. 151 und Bd. 17. 1880. S. 258.

[2]) Jahresber. d. Naturf. Ges. Graubündens. Bd. 17. 1874.

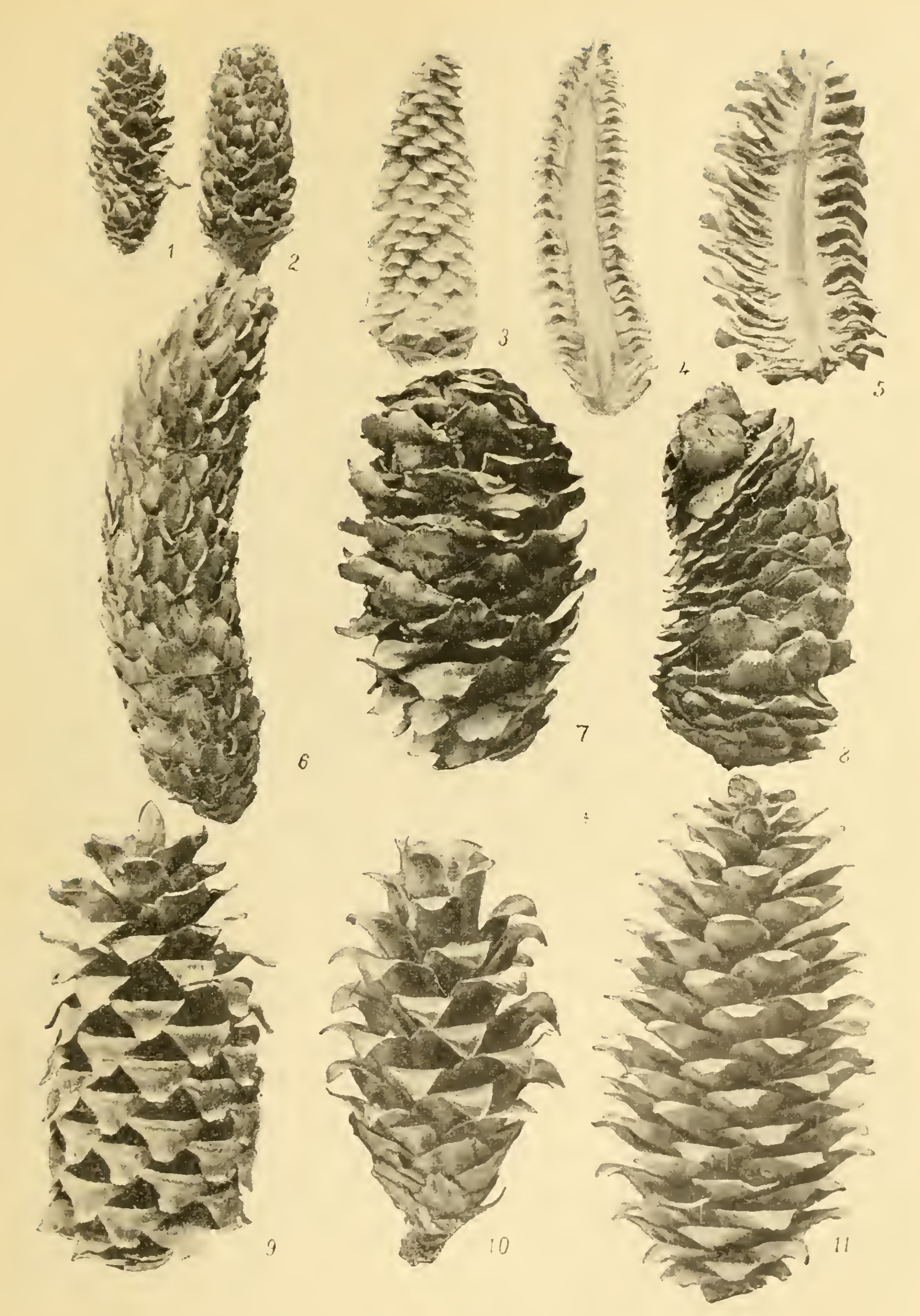


Fig. 70. *Picea excelsa.* Hemmungsbildungen der Zapfen.

1 und 2 durch Frost vor der Blüte fixierte Zapfen mit aufgerichteten Schuppen. 3 und 4 zum Vergleich: normale, weibliche Blüte mit herabgeschlagenen Schuppen. 6 Zapfen der var. squarrosa Jacobasch (v. Rügen). 5—11 Krüppelzapfen, d. h. verholzte und ausgereifte Zapfen, bei denen aber die Herabbiegung der Schuppenhälfte aus dem Blütenstadium bei allen Schuppen oder einem Teil derselben geblieben ist; 10 und 11 Übergänge vom Krüppelzapfen zum Normalzapfen, von einer Sumpffichte. 1 : 1. (Aus Schröter Lit. 66.)

Fällen der betreffende Baum lauter Krüppelzapfen trug, so ist erbliche Disposition nicht ausgeschlossen (Sch.). Während des Ausreifens treten an den jungen Zapfen Färbungsunterschiede auf, welche im August am deutlichsten sind, und nach denen v. Purkyne[1]) die beiden Formen *chlorocarpa* und *erythrocarpa* benannt hat. Bei der ersteren ist die Zapfenfarbe zu dieser Zeit hellgrün, bei der letzteren dunkelviolett, und mit dieser Verschiedenheit sollen noch die weiteren Merkmale Hand in Hand gehen, dass die rotfrüchtige Form gelbe grössere Antheren und karminviolette weibliche Blüten, die aus kleineren eiförmigen, gelbbraun beschuppten Knospen hervorgehen, besitze, während die grünfrüchtige Form kleinere rötliche Antheren, grössere, fast kugelige, von blauweiss bereiften Schuppen bedeckte weibliche Blütenknospen und zinnoberrote, ins gelbliche spielende weibliche Blüten zeige. (Vgl. auch Lit. 66.)

Im Reifezustand sind die Zapfen von brauner Farbe, an Grösse und Schuppenform sehr variabel, meistens 10—15 cm lang, 3—4 cm dick; abnorm kleine Exemplare s. Fig. 69. Ihre Schuppen sind nach A. Braun[2]) meist nach $^{8}/_{21}$ und $^{21}/_{55}$, seltener nach $^{13}/_{34}$, höchst selten nach $^{5}/_{13}$ gestellt. Die untersten 20—40 Schuppen sind steril, die nächstfolgenden Schuppen enthalten gewöhnlich kleine, nach der Zapfenmitte hin immer grössere Samen, nahe am oberen Ende sind die Schuppen wieder leer.[3]) Sie öffnen sich im Frühjahr, indem die Schuppen besonders unter der Wirkung austrocknender östlicher Winde weit auseinanderklaffen nnd die geflügelten Samen herausschlüpfen lassen; im hohen Norden erfolgt nach Kihlman (96) das Öffnen der Zapfen schon im Winter, wodurch die Verbreitung der Samen begünstigt wird, die auf der glatten Schneefläche vom Winde transportiert werden. Im Laufe des Jahres fallen die leeren Zapfen ab. Die Samen (Fig. 71), welche Anfang Oktober bereits reif werden, haben eine spitzeiförmige Gestalt und matte dunkelbraune Farbe, sind 4—5 mm lang, 2—$2^1/_2$ mm breit und 5—8 mgr schwer; sie tragen einen bis 16 mm langen, 6—7 mm breiten, hellbraunen durchscheinenden Flügel, welcher mit seinem unteren Ende den Samen auf dessen oberer Seite vollständig überzieht und sich mit einer löffelartigen Aushöhlung von ihm trennen lässt. Wie die Samen der Tanne, sind auch die der Fichte anemochor, vom Typus der Schraubenflieger; sie fallen nach Dingler (34) langsamer als jene, zeigen dabei sehr rasche Drehungen und beschreiben in ruhiger Luft meistens eine etwas spiralige Bahn. Gelegentlich werden die Samen auch von der Spechtmeise (*Sitta europaea* L.) verschleppt. Sie enthalten in ihrem ölreichen Nährgewebe einen mit 5—9 Kotyledonen versehenen, farblosen Embryo. Der frische Samen enthält nach Jahne[4]) 7,82% Wasser, 21,20% Ätherextrakt, 29,51% Rohfaser, 18,67% Protein, 5,80% Asche, 17,00% Harze und stickstofffreie Extraktstoffe.

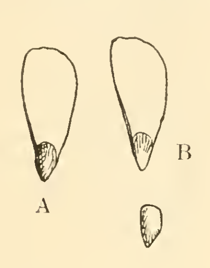


Fig 71. *Picea excelsa*. A Same mit Flügel; B derselbe aus der löffelförmigen Vertiefung der Flügelbasis herausgefallen. 1 : 1. (Orig.K.)

Die Ausbildung keimfähiger Samen wird oft durch Parasiten verhindert; so berichtet Kihlman (96), dass in den nördlichsten Teilen des skandinavischen Florengebietes in mehreren aufeinanderfolgenden Jahren eine Gallmücke (*Cecidomyia Strobi* Winn.) die Samenbildung mehr oder minder vollständig vereiteln kann. Auch in den Alpen kommt ähnliches vor: so fand sich in einer Sendung von Fichtenzapfen aus Soglio im Bergell die Mehrzahl derselben von *Grapho-*

---

[1]) Allgem. Forst- u. Jagdzeitung. Bd. 53. 1877. S. 1.

[2]) Sitzungsber. d. bot. Ver. d. Provinz Brandenburg. Bd. 17. 1877. S. XII.

[3]) F. Nobbe in Tharander forstl. Jahrbuch. 1881. Heft 1.

[4]) Centralblatt f. d. gesamte Forstwesen. Bd. 7. 1881. S. 364.

litha strobilella L. angefressen, die Samen meist leer (66). Dass hierdurch die Verbreitung der Pflanze in erheblichem Masse gehindert wird, ist einleuchtend. Der starke Harzgehalt der Zapfenschuppen, der nach Hanausek[1]) in lysigen entstandenen „sekretführenden Destruktionslücken“ seinen Sitz hat, schützt also die Samen nicht vor diesen Spezialisten.

Ausser der Fortpflanzung durch Samen ist die Fichte unter besonderen Umständen bisweilen befähigt, sich durch Ableger zu vermehren (vgl. S. 120, 123) und auch die künstliche Vermehrung durch solche wird in der gärtnerischen Praxis angewendet. Indessen ist dieser Vorgang unter den normalen Wachstumsbedingungen des Baumes selten. — (K.)

4. Gattung. **Larix Mill.**

4. **Larix decidua Mill., Gemeine Lärche.** (Bearbeitet von Kirchner.)

Die Lärche, ein sommergrüner, fakultativ mykotropher Wipfelbaum, ist unter den einheimischen Nadelbäumen der am meisten lichtbedürftige, der mit der stärksten Transpiration ausgestattete und wegen des Abwurfes der Nadeln im Herbst der am meisten frostharte. An Lichtbedarf übertrifft sie die Kiefer und steht nur der Birke nach; daher sind die Lärchenwälder hell und in ihrem milden Lichte gedeihen Gräser und zahlreiche Kräuter, neben Farnen und Moosen. Sie bieten dem Vieh noch eine ergiebige Weide und bilden so eine willkommene Lösung der Frage einer Verbindung von Wald und Weide in den Alpen.[2]) Die Lichtintensität im Innern der Krone beträgt nach den Untersuchungen von J. Wiesner[3]) $^1/_5$ der Gesamtintensität des totalen Tageslichtes. Eine Folge der Lichtbedürftigkeit ist es ferner, dass im reinen Bestande die Lärchen sich locker stellen, nur hoch oben am Stamme kleine Kronen ausbilden und sich bei einseitigem Lichteinfall viel leichter von ihrer senkrechten Wachstumsrichtung ablenken lassen, als z. B. Tanne und Fichte; junge Pflanzen ertragen Überschattung gar nicht. Die Transpirationsgrösse, 114868 g Wasser pro Jahr auf 100 gr Blattrockensubstanz, übertrifft nicht nur bei weitem die der übrigen Nadelbäume, sondern auch die meisten Laubhölzer (33). Wegen der Unempfindlichkeit, welche sie in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiete gegen die Winterkälte zeigt, ist die Lärche in ihrem Gedeihen vielmehr von der im Sommer herrschenden Wärme abhängig, sie liebt Gegenden mit einem beständig und gleichmässig warmen Sommer, ist auch gegen starke Trockenheit während des Winters geschützt und gibt sich durch alle diese Eigenschaften als kontinentaler Baum zu erkennen. Es scheint, dass die klimatischen Bedingungen für ihr Gedeihen sind: eine mittlere Jahrestemperatur von nicht unter -1^0 und nicht über $+10^0$ C[4]), reichliche Besonnung („der Faktor des Lichts beherrscht das Wachstum der Lärche“, sagt Bühler a. a. O.) und ausgiebiger Luftwechsel, eine Winterruhe von mindestens 4 Monaten, ein kurzer Frühling und ein rascher Übergang vom Frühling zum Sommer. Sie kann eine sehr kurze Vegetationszeit ausnützen, weil sie sich sehr zeitig, im Hochgebirge bisweilen wenn der Schnee noch den Boden bedeckt, belaubt, vielleicht auch weil ihre mächtig transpirierenden Nadeln entsprechend ausgiebiger assimilieren können, als die immergrünen Nadeln unserer übrigen Coniferen (**205**, **224**).

---

[1]) Jahresber. d. Kremser Landes-Oberreal- u. Handelsschule 1879/80.

[2]) Vgl. Mathey, Le pâturage en forêt. Besançon 1900.

[3]) Sitzungs-Ber. d. k. k. Akademie, Wien, Mathem.-naturw. Klasse. Bd. 104, Abt. 1, 1895, S. 605.

[4]) Vgl. A. Bühler in Forstwissensch. Centralbl. Bd. 30. 1886. S. 1.

An die Bodenfeuchtigkeit stellt die Lärche trotz ihrer reichlichen Transpiration geringere Ansprüche als die Fichte, sie liebt einen tiefgründigen, aber nur frischen, nicht feuchten Boden; es hängt das wohl mit ihrem sehr stark entwickelten Wurzelsystem zusammen. Nach Christ (19) findet sie bei ca. 60 cm jährlicher Regenmenge ihr bestes Gedeihen. Bühler (a. a. O.) fand in der Schweiz die Lärche vielfach an fliessendem Wasser in gutem Wachstum; er vermutet, dass sie hier wegen der die Transpiration fördernden Bedingungen des Höhenklimas einen grösseren Wassergehalt des Bodens ertragen kann, als anderwärts. Auf der andern Seite kommt die Lärche im Gebirge auf den trockensten Felsvorsprüngen und im Steingeröll vor. Gegen Luftfeuchtigkeit ist sie empfindlich und für die Gewährung des ihr nötigen Grades von Trockenheit der Luft ebenso dankbar, wie für reichliche Insolation; vielleicht steht die auffallende Erfahrung, dass im Winter 1879/80 die Lärchen in der Nähe von Donaueschingen bei einem Temperaturminimum von — 30 ° C erfroren sind, während sie im Engadin nie vom Froste leiden, mit der hier herrschenden Lufttrockenheit gegenüber der bedeutenden Luftfeuchtigkeit auf der ca. 1000 m hoch gelegenen Schwarzwaldebene bei Donaueschingen im Zusammenhange [1]). Gegen Schneebruch ist der Baum durch den Mangel der Belaubung während des Winters, gegen Entwurzelung bei Stürmen durch seine kräftige Wurzelausbildung geschützt.

Hinsichtlich der mineralischen Boden-Nährstoffe stellt sich die Lärche in ihren Ansprüchen etwa zwischen Tanne und Fichte; der ersteren steht sie bezüglich des Kalibedürfnisses nach, erfordert aber zur Holzbildung nahezu eben so viel Phosphorsäure und mehr Kalk. Charakteristisch ist im Vergleich mit den beiden genannten Nadelhölzern der hohe Gehalt an Magnesia beim Lärchenholze (11—13,2 % der Reinasche) (18). Mit der Höhenlage nimmt nach den Untersuchungen von Weber [2]) der Reinaschengehalt der Blätter sehr bedeutend ab, und damit auch die Ansprüche an die Nährstoffe des Bodens: während in den Nadeln einer bei Aschaffenburg (117 m) gewachsenen Lärche 6,02 % der Trockensubstanz Asche waren, betrug die Asche der Nadeln eines Baumes im Spessart (476 m) 3,57 %, im Lattengebirge bei Reichenhall aus 880 m Höhe 2,77 % und aus 1068 m Höhe 2,49 %. Der hohe Stickstoffgehalt der Lärchennadeln von 4,176 % [3]) steht mit der Erfahrung im Einklang, dass humoser Boden dem Baume besonders zusagt. Im übrigen wird seine Entwicklung durch grössern Lehm- und Kalkgehalt des Bodens begünstigt, sodass er vielfach den Kalkboden, namentlich den Dolomit wegen dessen Magnesiagehalt bevorzugt. Doch sagt ihm der aus Tonschiefer, Grauwackenschiefer und verwandten Gesteinen hervorgegangene Verwitterungsboden am meisten zu; in den Alpen geht er von Westen nach Osten vom Urgebirge auf das Kalkgebirge über (29a, 224, 19).

Die Lärche ist in den Gebirgen des europäischen Alpen- und Karpatensystems einheimisch: ihr natürlicher Verbreitungsbezirk bildet einen schmalen, von Westsüdwest nach Ostnordost sich durch 22 Längegrade erstreckenden Streifen, welcher innerhalb der Karpathen sich bedeutend nach Südosten senkt und im östlichen Teile in einzelne weit von einander entfernte Inseln zerrissen erscheint. Die Verbreitungsgrenze liegt im Südwesten in der Dauphiné, zieht sich in nordöstlicher Richtung durch die Schweiz, wo die Lärche im Jura und den Voralpen, auch im Kanton Glarus fehlt, von den Urkantonen nur in Uri vorkommt und am Gäbris im Kanton Appenzell ihren nördlichsten Punkt erreicht, über Vorarlberg, die bayerischen und Salzburger Alpen, vielleicht auch den bayerischen Wald nach dem mährisch-schlesischen Gesenke und den nördlichen und sieben-

---

[1]) J. Hamm in Allgem. Forst- u. Jagdzeitung. Bd. 57, 1881, S. 40 u. 76.

[2]) Allgemeine Forst- und Jagdzeitung. Bd. 49, 1873, S. 367.

[3]) Councler, C. in Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. Bd. 18, 1886, S. 353.

bürgischen Karpathen, sowie nach dem Hügelland Südpolens; in der Gegend von Kronstadt in Siebenbürgen dürfte der äusserste östliche Punkt der Verbreitung liegen. Die Südgrenze zieht sich durch die Gebirge Siebenbürgens, Südungarns und Kroatiens am Südabhange der Alpen entlang, durch die Seealpen zur Dauphiné, wo etwa unter 44° 30′ n. B. der südlichste und zugleich westlichste Punkt erreicht wird. Die obere Höhengrenze liegt für die Lärche sehr hoch und kennzeichnet sie als echten Hochgebirgsbaum; sie ist festgestellt für die Dauphiné auf ca. 2500 m (absolutes Maximum), Zentralalpen 2000—2400 m, Engadin 2323 m, Montblanc 2200 m, Zermatt 2400 m, Ortlergebiet 2400 m[1]), Salzburger Tauern 1950 m, Stubaier-Alpen 2310 m, Adamello-Gruppe 2315 m, Venezianer Alpen 2050 m, Nordschweiz 1948 m, bayerische Alpen 1952 m, Karpaten 1580 m, Schlesisches Gesenke 866 m. Die untere Höhengrenze liegt in den Alpen bei Martigny bei 423 m, Castasegna 700 m, Chur 603 m, Satztal 450 m, im mittleren Wallis etwa bei 1100 m; in den bayerischen Alpen im Mittel bei 909 m, nach Cieslar[2]) in Südtirol bei 600—700 m, am Dobratsch 600—660 m, in Unterkärnthen 400 m, in Niederösterreich bei 500 m, im schlesischen Gesenke im Mittel bei 357 m (**224**). In den Alpen tritt die Lärche an ihrer oberen Verbreitungsgrenze hier und da als Krummholz auf (**19**); in noch höherem Masse ist das bei ihrer sibirischen Schwesterform *Larix sibirica* Ledeb. der Fall, welche in niedergestreckt-strauchiger Gestalt bei $72^1/_2$ ° n. Br. die Baumgrenze bildet. In früherer Zeit war sie weiter nach Norden und Osten verbreitet, jetzt ist sie ausserhalb ihres natürlichen Bezirkes wegen ihres wertvollen Holzes und ihrer reizvollen Erscheinung sehr häufig und auch im grossen angepflanzt. Man trifft sie in ganz Mitteleuropa, einem grossen Teil von Frankreich, in England, Schottland, Schweden, Litauen, den Ostseeprovinzen und bis ins mittlere Russland an. Doch kommt sie z. B. im mittleren und nördlichen Deutschland wie auch in Frankreich nicht gut fort, wogegen sie in Schottland, Schweden und Norwegen sehr gut gedeiht (**224**). Während sie in den Gebirgen ihrer Heimat sich leicht von selbst verjüngt, fehlt ihr, wo sie künstlich angebaut wird, mit seltenen Ausnahmen der natürliche Nachwuchs, sodass sie sich nicht eigentlich einbürgert (**150**).

Wälder von beträchtlicher Grösse bildet die Lärche innerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes in den Alpen der Dauphiné, grössere reine Bestände auch im Wallis und Engadin, sonst tritt sie in den Alpen gemischt mit *Pinus Cembra*, der Fichte und auch *Pinus montana* var. *uncinata* auf; vielfach wird sie, mit Ausnahme der obersten Höhenzone, allmählich von der Fichte zurückgedrängt (**19**, **224**). Auch beim künstlichen Anbau, z. B. in der Bodenseegegend, zeigte sich, dass die Lärche die Gesellschaft der Fichte nur an solchen Örtlichkeiten ertragen kann, wo letztere auf trockenem Boden im Längenwachstum hinter ihr zurückbleibt. Mit der Kiefer verträgt sie sich auf den ihnen zusagenden Böden gut, aber die bestentwickelten Bäume findet man bei Einzeleinsprengung in Laubholzbestände.[3])

Als Begleitpflanzen der Lärche (und Arve) in der Schweiz nennt Christ (**19**) vornehmlich *Rosa pomifera*, ferner *Linnaea borealis*, *Melampyrum silvaticum*, *Lychnis Flos Jovis*, *Sempervivum arachnoideum*, *Vaccinium Vitis Idaea*, *Rhododendron ferrugineum*, *Viola pinnata*, *Ononis rotundifolia*, im Osten *Laserpitium*

---

[1]) Obige Angabe (nach Fritzsch, Über Höhengrenzen in den Ortler Alpen. Wissensch. Veröffentlichungen d. Ver. f. Erdkunde in Leipzig. Bd. 2. Nr. IV) bezieht sich auf die obersten verkrüppelten Lärchen der Göflaner Alp am Nordabhang gegen Vintschgau; gut gewachsene Lärchen werden angegeben bei 2330 m, 2365 m, 2370 m, 2387 m, letztere in S.W. Lage im Tal del Monte in den südlichen Ortler Alpen.

[2]) Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen. Bd. 30, 1904, S. 1.

[3]) J. Hamm in Allgem. Forst- und Jagdzeitung. Bd. 57, 1881. S. 37.

Gaudini, und neben diesen Waldpflanzen auch *Achillea moschata*, *Senecio abrotanifolius*, *Phyteuma hemisphaericum* und viele andere Alpenpflanzen, von denen Warming (205) *Arnica montana*, *Solidago alpestris* und *Campanula barbata* besonders hervorhebt. Von den genannten Arten sind *Linnaea borealis* und *Vaccinium Vitis Idaea* auch für die Bestände der verwandten *Larix dahurica Turcz.* in Sibirien charakteristisch (Cajander nach Höck). In den Lärchenwäldern des Wallis breitet als Unterholz *Arctostaphylos Uva ursi* seine glänzenden Teppiche, *Daphne alpina* schmückt sich mit weissen Blüten und *Juniperus Sabina* haucht seinen betäubenden Duft aus (Sch.).

Die Keimfähigkeit der Samen ist weit geringer als bei den übrigen einheimischen Nadelbäumen, da sie im Durchschnitt nur 38 % beträgt; besonders niedrig ist sie bei Samen von Bäumen, welche ausserhalb des natürlichen Verbreitungsgebietes angebaut werden. Durch intermittierende Erwärmung auf 30° C wird sie nach Kinzel etwas erhöht.[1] Die Samen behalten ihre Keimfähigkeit zwar 3—4 Jahre, entwickeln sich im Alter aber nicht, wie die frischen, binnen 3—4 Wochen, sondern viel langsamer und zum Teil erst im 2. oder 3. Jahre nach der Aussaat (150). Von entschieden günstigem Einfluss auf die Keimung, und auch auf die spätere Entwicklung der Pflanzen ist eine Bedeckung mit Humus von 10—15 mm Tiefe.[2] Bei der Keimung im Finstern erlangen die Kotyledonen nur eine grünlich-gelbe Farbe und das Hypokotyl bleibt chlorophyllos; auch im Halbdunkel erfolgt das Ergrünen der Kotyledonen nur unvollständig (6). Unter normalen Verhältnissen geht die Keimung in allen wesentlichen Punkten in derselben Weise vor sich, wie bei der Fichte; auf dem rot überlaufenen Hypokotyl entfaltet sich der Quirl von 4—8, meist 6 Kotyledonen (Fig. 72). Diese sind etwa 15 mm lang, stumpf 3kantig mit einer nach oben gewendeten Kante, glatt und ganzrandig, auf der Unterseite rein grün, auf den oberen Flächen mattgrün gefärbt und bläulich bereift (186). Auf den inneren (oberen) Seiten trägt die Epidermis, welche zartwandig und nicht von einem Hypoderm verstärkt ist, Spaltöffnungen, auf der unteren Blattfläche fehlen sie; das Gefässbündel wendet seinen Holzteil der oberen mehr abgerundeten Blattkante zu und ist mit einem geringfügigen Transfusionsgewebe ausgestattet; das Assimilationsparenchym zeigt dieselbe Beschaffenheit und Anordnung, wie in den Laubblättern; Harzkanäle sind mindestens nicht regelmässig vorhanden, ich fand in den Kotyledonen mehrerer von mir untersuchten Keimlinge solche nicht, während bei Hempel und Wilhelm (30) 2 randständige Harzkanäle abgebildet sind. Auch in Rinde und Bast des Hypokotyles sind keine vorhanden, erst im Bast des epikotylen Stengels der jungen Pflanze finden sie sich, ebenso wie im Holz beider Achsenorgane der Keimpflanze.[3] Auf die Kotyledonen folgen im ersten Vegetationsjahre Nadelblätter in spiraliger Anordnung, welche ziemlich flach, auf dem Rücken schwach gekielt und auf der Oberseite etwas gewölbt sind; sie ähneln abgesehen vom Mangel eines Hypoderms den späteren Nadeln, und einige von ihnen bringen Achselknospen hervor, während die Hauptachse an ihrer Spitze mit einer Endknospe

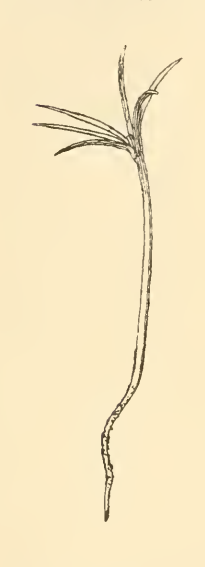


Fig. 72. *Larix decidua.* Keimling mit entfalteten Kotyledonen. 1 : 1. (Orig. K.)

[1] Landwirtsch. Versuchs-Stationen. Bd. 54, 1900, S. 134.

[2] A. Bühler in Mitteil. d. Schweiz. Centralanstalt f. d. forstl. Versuchswesen. Bd. 1, 1891, S. 290.

[3] H. Mayr in Botan. Centralblatt. Bd. 20, 1884, S. 150.

abschliesst. Unter günstigen Bedingungen kann die junge Pflanze im ersten Jahr eine Höhe von 10—15 cm und darüber erreichen, auf schlechtem Boden wird der Trieb oberhalb der Kotyledonen nur wenige mm lang. Im ersten Herbst sterben die Kotyledonen ab, von den Nadeln aber überwintern die oberen und sind im nächsten Frühjahr im grünen oder auch vergilbten Zustand noch vorhanden. Im zweiten Jahre wächst der Hauptstamm aus der Endknospe um einige cm weiter und schliesst mit einer neuen Endknospe ab, die Seitenknospen des ersten Jahrestriebes entwickeln sich unter günstigen Verhältnissen zu büschelig benadelten Kurztrieben und in den Blattachseln des zweiten Jahrestriebes werden wiederum Seitenknospen angelegt. Im Herbst fallen alle Nadeln mit Ausnahme der oberen des zweiten Jahrestriebes ab. Im dritten Jahre geht die Entwickelung in entsprechender Weise weiter, die Seitenknospen des ersten und zweiten Jahrestriebes entfalten ihre Nadelbüschel und einige derselben wachsen bei guter Ernährung jetzt zu Langtrieben aus, die sich wie die Hauptaxe verhalten (Fig. 73). Auch am Ende des dritten Jahres bleiben die oberen Nadeln am Stamm und an den seitlichen Langtrieben erhalten, ein gleiches tritt noch im vierten Lebensjahre ein, scheint aber später zu unterbleiben. Diese überwinternden Nadeln, welche dem Erdboden und der Laubdecke des Bodens sich näher befinden und im Winter auch leichter durch eine Schneedecke geschützt werden als die Nadeln älterer Bäume, sind deshalb der Kälte und den austrocknenden Winden des Winters so wenig ausgesetzt, dass sie sich am Leben erhalten können, doch wird man in dieser ökologischen Eigentümlichkeit der Jugendblätter, durch welche sie sich von den im Herbst regelmässig absterbenden Nadeln der Folgeform unterscheiden, mit H. Schenck eine durch Erblichkeit erhaltene Eigenschaft immergrüner Vorfahren der Lärche (der Cedern) erblicken dürfen (53).



Fig. 73. *Larix decidua.* Dreijährige Pflanze im Frühjahr des 4. Jahres; an den Zweigen steht noch ein Teil der überwinterten vorjährigen Nadeln der Langtriebe, ausserdem die vor kurzem entfalteten Nadelbüschel. 1:2. (Nach Schenck).

Der Gipfeltrieb der jungen Pflanze erreicht nach Borggreve[1]) im zweiten Jahre oft schon eine Länge von 30 cm, der des dritten Jahres von 50 cm. Somit ist die Lärche in ihrer Jugend sehr schnellwüchsig und dadurch in der Lage, ihrem grossen Lichtbedürfnis zu genügen; sie kann unter günstigen Standortsbedingungen schon im ersten Jahre eine Höhe von

[1]) Die Holzzucht. Berlin 1885. S. 51.

20 cm und eine Wurzellänge von 23—26 cm aufweisen. Im zweiten Jahre beträgt dann die Höhe der Pflanze bis zu 90 cm, im dritten bis 1,5 m (29a). Nach den Untersuchungen von Ph. Flury[1]) hatten junge Lärchen auf dem Tonboden des Züricher Versuchsgartens Adlisberg durchschnittlich folgende Höhen

	grosse	mittelgrosse	kleine Pflanzen
1 Jahr alt	4	3	2 cm
2 „ „	21	14	11 „
3 „ „	50	44	25 „
4 „ „	80	70	39 „
5 „ „	91	80	50 „
6 „ „	109	92	57 „
7 „ „	118	101	64 „
8 „ „	130	112	73 „
9 „ „	160	140	100 „

Die Lärchen zeigten sich dabei bis zum 6. Jahre den unter denselben Bedingungen wachsenden Kiefern, Schwarzkiefern und Weymouthskiefern im Höhenwuchs überlegen. Diese von Flury beobachteten Zahlen sind im Vergleich zu den sonstigen Angaben auffallend niedrig.

Das Wurzelsystem der jungen Pflanzen ist schwach entwickelt, eine eigentliche Pfahlwurzel fehlt; vom Wurzelhalse gehen zahlreiche dünne Stränge in die Tiefe und verzweigen sich so wenig, dass die Saugwurzeln 3jähriger Pflanzen gewöhnlich Wurzeln 3. Ordnung sind (19).

An den erwachsenen Bäumen erstrecken sich einige Seitenwurzeln auf mehrere Meter Länge in horizontaler Richtung, wie bei der Fichte, die Mehrzahl aber biegt in einer Entfernung von etwa ½ m rasch abwärts und bildet einen Kranz kräftiger, dem Stamm einen sichern Halt gebender sog. „Herzwurzeln" (nach J. Hamm a. a. O.). Das Gefässbündel der Seitenwurzeln ist, wie bei der Fichte, diarch; bis zum dritten oder vierten Jahre wird Holz nur an der Aussenseite der primären beiden Holzteile gebildet, sodass die Wurzel eine plattgedrückte Gestalt bekommt, erst später entstehen damit abwechselnd verholzende Parenchymzellen und kurze Tracheiden, wodurch sich der Holzring schliesst.[2]) An den jungen Wurzelverzweigungen kann man Lang- und Kurzwurzeln unterscheiden, von denen die letzteren sich traubig verzweigen und bisweilen im Humus des Waldbodens dicke Klumpen bilden (8). Diese Kurzwurzeln sind meistens Mykorrhizen, wie sie zuerst von Frank für die Lärche festgestellt und später von andern sowohl auf humosem, wie auf humusarmem Boden beobachtet worden sind (8, 19). Die Mykorrhizen sind ektotroph, das Pilzgewebe bildet einen die Saugwürzelchen überziehenden Mantel, wie bei *Abies* (vgl. Fig. 20, S. 83), von dem zahlreiche Hyphen sich intercellular in der Wurzelrinde verbreiten; Wurzelhaare treten an nicht zu Mykorrhizen umgebildeten Saugwurzeln in einer ziemlichen Entfernung von der Wurzelspitze auf, auch bei ihnen findet man aber ein intercellulares Mycel und ein zartes Pilzgeflecht an der Aussenseite der Wurzelspitze (79). Über die Zeit, in welcher die Anlage und das Wachstum der Wurzeln stattfindet, stimmen die vorliegenden Angaben, jedenfalls wegen der verschiedenen klimatischen Verhältnisse an den Beobachtungsorten, untereinander nicht überein; es lässt sich aus ihnen im allgemeinen ersehen, dass auf eine Wachstumsperiode im Frühjahr ein sommerlicher Stillstand, darauf im Herbst wieder eine erneute Tätigkeit stattfindet, welche Ende Oktober oder Anfang November aufhört; Petersen[3]) fand die lebhafteste Frühjahrs-Wurzelbildung im April bis Mai, die

[1]) Mitteil. d. Schweiz. Centralanstalt f. d. forstliche Versuchswesen. Bd. 4. 1895. S. 189.

[2]) H. Mayr a. a. O.

[3]) Nach Botan. Jahresber. Bd. 26, Abt. 1, 1898, S. 609.

sommerliche Ruhe im Juni und besonders Juli und die Herbsttätigkeit besonders im August; Büsgen (8) beobachtete das kräftigste Wurzelwachstum im Mai bis Juni und wieder im September, Oktober; Engler (19) berichtet, dass im Frühjahr das Wurzelwachstum früher beginnt als das der oberirdischen Organe, dass es im Frühsommer die grösste Intensität erreicht, im August und September bedeutend nachlässt und sich im Herbst wieder auf 8 % des Frühlingszuwachses steigert; der grösste absolute Längenzuwachs, der während eines Tages beobachtet wurde, betrug 11 mm, das mittlere Maximum des Zuwachses aller gemessenen Wurzeln 5 mm. Nach dem letztgenannten Beobachter liegt die untere Temperaturgrenze für das Wurzelwachstum etwa bei 5—6 ° C. Anfänglich haben die jungen Wurzeln eine helle Farbe, nach 8—20 Tagen bräunen sie sich an der Oberfläche, was auf dem Absterben und der Abschuppung der äusseren Rindenzellen beruht. Im Winter sind die Langwurzeln bis zu ihrer Spitze dunkelbraun gefärbt und werden durch die zwischen den gebräunten Zellen und in dem Rindengewebe sich haltende isolierte Luftschicht vor zu starker Abkühlung und vor frühzeitiger Erwärmung geschützt (19).



Fig. 74. *Larix decidua.* Zweigende im September, an der Basis mit Kurztrieben besetzt, an der Spitze in einen Langtrieb mit spiralig gestellten Nadeln ausgehend. 1 : 1. (Orig. Braun).



Fig. 75. *Larix decidua.* Kurztriebe.
A Langtrieb mit Kurztrieben besetzt, von denen einer in einen Langtrieb ausgewachsen ist. 3 : 1. B 5jähriger Kurztrieb. 5 : 1. (Orig. L. Schröter).

Der Aufbau des Achsengerüstes der Lärche vollzieht sich, obgleich das Verzweigungssystem ebenso wie bei der Tanne und Fichte streng monokormisch ist, in einer ganz andern und freieren Weise, als bei diesen Bäumen und den Kiefern, weil die den Aufbau beherrschenden Langtriebe hier nicht in Quirlen angelegt werden. Durch das Vorhandensein scharf von einander geschiedener Lang- und Kurztriebe (Fig. 74 u. 75) unterscheiden sich die Lärchen (nebst den Cedern) von Eiben, Tannen und Fichten, durch die Ausbildung der Kurztriebe von den Kiefern in einer sehr auffallenden Weise. Wie oben erwähnt, tritt in der Entwickelung der

jungen Pflanze, die im ersten Lebensjahr nur einen Langtrieb hervorbringt, der Unterschied zwischen den Lang- und Kurztrieben in der Regel im zweiten Jahre hervor. Die Langtriebe sind mit einzelnen Nadeln in spiraliger Anordnung besetzt und zeigen die gewöhnliche Wachstumskurve in der Länge ihrer Internodien, von denen die untersten wie die obersten jedes Jahrestriebes gegenüber den mittleren weniger gestreckt sind (222). Eine im Lauf der Jahre immer wachsende Anzahl von jährlichen Langtrieben baut die Langzweige auf, welche lange Zeit eine sehr schlanke Gestalt behalten. Die Langtriebe schliessen in der Regel mit einer Gipfelknospe ab und entwickeln ausserdem in den Achseln von einigen ihrer Laubblätter Seitenknospen von halbkugeliger Form (Fig. 75, 76). Diese erscheinen so, dass zwischen je zwei Knospen eine Anzahl (2—9) Laubblätter ohne Achselknospen steht, doch können auch, vorzugsweise auf dem mittleren Teil des Jahrestriebes, 2—3 Knospen unmittelbar aufeinander folgen; am weitesten sind die Knospen auf dem untersten Teil des Jahrestriebes voneinander entfernt. Sämtliche Knospen eines Langtriebes entwickeln sich im nächsten Jahre zunächst zu einem Kurztrieb, auch die Endknospe. Der Kurztrieb bildet an seiner sehr kurz bleibenden Achse bei der Entfaltung der Knospe eine Anzahl von büschelförmig beisammen stehenden Nadelblättern und kann sich nachher verschieden verhalten: nämlich entweder zu einem Langtriebe auswachsen oder bis zu seinem Absterben immer wieder Kurztriebe, und zwar vegetative oder fertile blütentragende hervorbringen. Die von den Kurztrieben produzierten Langtriebe verhalten sich als Verjüngungszweige und können als primäre bezeichnet werden, wenn sie in demselben Jahre entstehen wie die Kurzzweige selbst, als sekundäre, wenn sie aus ein- oder mehrjährigen Kurzzweigen hervorgegangen sind. Zu primären Verjüngungszweigen wachsen in der Regel diejenigen Kurztriebe etwa 4 Wochen nach ihrem Austreiben aus, welche aus den Endknospen und aus einer gewissen Anzahl von Seitenknospen im oberen Teil der Langtriebe des Vorjahres hervorgegangen sind. Ihre Zahl ist wechselnd, an den Hauptachsen können bis zu 14 erzeugt werden, auf den Nebenachsen 1. Ordnung 3—9, auf den Nebenachsen 2. Ordnung meistens 1—3, selten bis 5; bei ihrem Hervorwachsen aus den Kurztrieben erscheint zuerst der endständige, darnach die seitenständigen in absteigender Reihenfolge. Die sekundären Verjüngungszweige entwickeln sich in der Regel aus 1 Jahr alten, bisweilen auch aus 2—4 Jahre alten Kurzzweigen, erscheinen also auf 2—5 Jahre alten Langtrieben. Auch ihre Anzahl ist unbestimmt, sie entstehen vorzugsweise auf der Hauptachse und den Nebenachsen 1. Ordnung, spärlich auf denen 2. Ordnung, und zwar auf den Nebenachsen unterhalb der primären Verjüngungszweige. Ihre Entwicklung beginnt im Frühjahr zeitiger als die der primären, sie sind weit kümmerlicher, weniger dauerhaft, bleiben einfach oder verzweigen sich wenig, wobei sie hauptsächlich Kurzzweige hervorbringen, welche männliche Blüten produzieren, und sterben darnach ab. Alle Langzweige sind rein vegetativ, von den Kurztrieben, aus denen sie hervorgegangen sind, durch keine Knospenspur geschieden, da sich die Vegetationsspitze der Kurztriebe nach einer kurzen Ruheperiode infolge von Prolepsis zum Langtriebe weiter entwickelt. Man wird mit Goebel (55) der Vermutung Raum geben dürfen, dass die Kurztriebe durch ihre vorhergehende Assimilationstätigkeit erst das Material für die Bildung der Langtriebe liefern; unter ungünstigen Entwicklungsbedingungen kann deshalb die Langtriebbildung Jahre

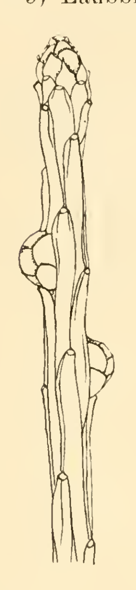


Fig. 76. *Larix decidua.* Zweigspitze im winterlichen Zustand, mit einer End- und zwei Seitenknospen. 3:1. (Orig. K.)

lang unterbleiben. Die nicht in Langtriebe auswachsenden Kurzzweige bleiben zu einem Teil ihr ganzes Leben lang vegetativ, setzen alljährlich die Bildung eines Kurztriebes mit einem Nadelbüschel fort und können ein hohes Alter erreichen; ihre jährliche Verlängerung ist sehr unbedeutend, der Zuwachs zeigt am Grunde eine Knospenspur und deshalb sehen die älteren Kurzzweige geringelt aus. Solche rein vegetative Kurzzweige stehen auf dem unteren Teil der Jahrestriebe. sie werden nach Th. Hartig (29a) je nach der Verschiedenheit des Standortes in 10—20 Jahren von der Rinde überwachsen, sterben aber nicht ab, sondern verhalten sich als schlafende Augen; auf ihrem Vorhandensein beruht die bei den Lärchen häufig vorkommende Entwicklung von Stammausschlägen. Die Mehrzahl der Kurzzweige ist fertil, d. h. bringt früher oder später Blüten hervor. selten schon im ersten Lebensjahr. meistens im 2. oder 3., und wiederum selten im 4.; nach einmaligem Blühen stirbt der Kurzzweig ab.

Im ganzen besitzt die Lärche, wie alle Coniferen, eine geringe Verzweigung, indem nur 3—4 Ordnungen von Nebenachsen zur Ausbildung gelangen, von denen der grössere Teil sich zu Kurzzweigen gestaltet, welche Blüten bilden und also von einer kurzen Lebensdauer sind. Wie fast für alle Bäume, so gilt auch für die Verzweigungsweise der Lärche das Gesetz, dass die Langtriebe aus den kräftigsten, die der Blütenbildung dienenden Zweige aus den schwächsten Knospen entstehen, und so ist die Anordnung der Triebe in der Regel die, dass die primären Verjüngungszweige zu oberst an den Abstammungsachsen, die sekundären Verjüngungszweige auf sie folgend und die vegetativen oder blühbaren Kurzzweige zu unterst angeordnet sind; unbedeutende Abweichungen von dieser Regel sind nicht gerade selten, indem zwischen den Verjüngungszweigen, ja sogar über ihnen Kurzzweige auftreten können. Die Produktion von Verjüngungszweigen und blütenbildenden Kurzzweigen wechselt an jedem Jahrgang eines Zweiges im allgemeinen in den aufeinander folgenden Jahren derartig, dass man ein Verjüngungsstadium und ein Fortpflanzungsstadium unterscheiden kann, die indessen meistens nicht sehr streng gesondert sind. Ein regelmässiges Wechseln dieser beiden Stadien herrscht nur an den Nebenachsen 1. Ordnung, indem in einem Jahre die Verjüngung, im folgenden die Fortpflanzung überwiegt; bei den Nebenachsen 2. und 3. Ordnung lässt sich wegen der geringen Verzweigung der Lärche kein regelmässiger Wechsel nachweisen. Während des Verjüngungsstadiums sind die Verjüngungszweige nicht auf den oberen Teil der Abstammungsachse beschränkt. sondern entstehen auch im unteren, wobei die sekundären Verjüngungszweige sich mit den primären mischen. Im Fortpflanzungsstadium werden zwar auch Verjüngungszweige hervorgebracht, aber primäre nur 2—5 neben einer bedeutenden Anzahl von sekundären (3).

Die den Habitus des Baumes bestimmenden Langtriebe setzen nach Hamm (a. a. O.) ihr Wachstum den ganzen Sommer hindurch fort; bezüglich ihrer definitiven Länge gilt nach Burtt (7) auch für die Lärche dasselbe Gesetz, wie für die Tanne, dass nämlich die einzelnen Glieder eines Sprosssystemes in der Länge allmählich abnehmen, je weiter ihr relativer Ort von der Spitze der Mutterachse des betreffenden Systems entfernt ist; so nimmt der Jahreszuwachs aller Nebenachsen 1. Ordnung mit ihrem Abstande vom Scheitel der Hauptachse ab, und dasselbe gilt wieder für die Glieder jeder folgenden Ordnung. Der Stamm wächst unter günstigen Beleuchtungsverhältnissen steif senkrecht aufwärts, die Äste wenden sich in ihrem unteren Teil horizontal von ihm ab und steigen dann bogenförmig aufwärts, sodass die Triebe des letzten Jahres ganz senkrecht stehen (7). An Hängen zeigt der Stamm an seinem Grunde stets eine Krümmung bergabwärts, wohl als eine Folge des Schneedruckes; diese Krümmung gleicht sich auch an sehr alten Bäumen nicht aus (Sch.). Wie bei der Tanne und Fichte, können sich bei Verlust des Gipfelsprosses Seitenzweige aufrichten und Ersatz-

gipfel bilden. Beim Verbeissen durch die Ziegen vermag die Lärche nicht, wie Fichte und Kiefer, eine sie schliesslich gegen die Angriffe dieser Tiere schützende dichtbuschige Form anzunehmen. Sie erhält zuerst eine unregelmässige buschige Gestalt, später kommt manchmal ein Gipfeltrieb zur Geltung und vermag sich schliesslich emporzuarbeiten; wiederholt sich aber die Beschädigung sehr oft, so sterben die Zweige ab, und die Pflanze geht endlich ein [1]).

Fig. 77. *Larix decidua.* Nadeln, links von einem Langtrieb, rechts von einem Kurztrieb, diese an der Basis mit dem behaarten Blattkissen versehen. 2:1. (Orig. K.)

Die Laubblätter der Lärche sind nicht immergrün, sondern abfällige Nadeln, welche, wie bereits erwähnt, an den Langtrieben einzeln in spiraliger Anordnung, an den Kurztrieben so gedrängt stehen, dass sie Büschel bilden; die Anzahl der Nadeln an einem Kuztrieb schwankt nach Sprengel [2]) von 25—64 und beträgt an sehr verschiedenen Standorten durchschnittlich 49. Die Nadeln sind von hellgrüner Farbe, dünn und zart, diejenigen der Langtriebe meist 1—3 cm, bisweilen bis zu 5 cm lang, linealisch, $^1/_2$—$1^1/_2$ mm breit, am Ende zugespitzt, nebst ihrem Blattkissen ganz kahl (Fig. 77). Die Nadeln der Kurztriebe sind durchschnittlich etwas länger und schmäler, oft gebogen, an der Spitze stumpfer, gegen den Grund allmählich verschmälert, ihr Blattkissen behaart (Fig. 77). Alle Nadeln sind oberseits ziemlich flach, auf der Unterseite mit einem gewölbten Kiel versehen.

Die Epidermis, welche denselben Bau zeigt, wie an den Fichtennadeln, trägt auf beiden Blattseiten in Längsreihen angeordnete Spaltöffnungen, und zwar zu beiden Seiten der Mittellinie auf der Oberseite je 1, auf der Unterseite je 2—3 Reihen; die äussere Atemhöhle ist auch hier durch eine Wachsausscheidung ausgefüllt [3]). Ein verholztes Hypoderm findet sich nur an den Längskanten und in der Mittellinie auf beiden Blattseiten vor (Fig. 78). Das Assimilationsgewebe

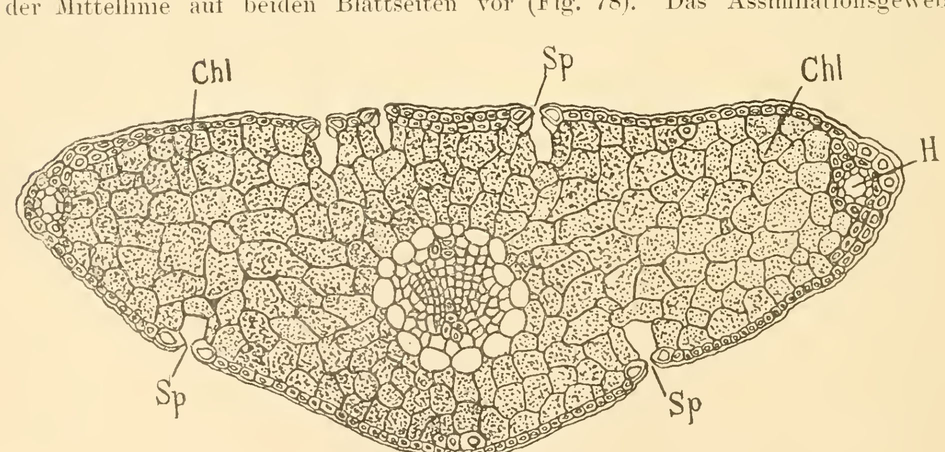


Fig. 78. *Larix decidua.* Querschnitt durch eine Langtrieb-Nadel.
In der Mitte das Gefässbündel, Sp Spaltöffnungen, Chl Chlorophyllparenchym, H Harzkanal. 100:1. (Orig. Braun).

bildet eine Mittelstufe zwischen dem der Fichte und der Kiefer: es stellt gewöhnlich im Querschnitt rundliche, lückenlos zusammenschliessende Zellen dar,

---

[1]) Nach Fankhauser, vgl. S. 90, Anm. 2.

[2]) Sitzungs-Ber. d. Naturhist. Ver. d. preuss. Rheinl. u. Westf. 1893, S. 38.

[3]) K. Wilhelm in Berichten d. Deutschen Botan. Gesellschaft. Bd. 1. 1883. S. 325.

welche an der Blattoberseite sich senkrecht zu dieser strecken und dadurch zu Palissadenzellen werden, in den Parenchymzellen kräftig gebauter Blätter treten ebensolche Membranfalten auf, wie bei der Kiefer; innen und an der Unterseite ist ein Schwammparenchym als Zuleitungsgewebe vorhanden. Auf Längsschnitten erkennt man, dass für eine reichliche Durchlüftung des Assimilationsgewebes gesorgt ist, denn seine Zellen sind in einschichtige, unter einander nicht parallel gelagerte, sondern mit ihren Kanten aufeinander liegende Platten auseinandergehoben, zwischen denen sich Lufträume etwa von der gleichen Höhe wie die Zellplatten befinden (K.).

Dicht an den beiden Längskanten verläuft unmittelbar unter dem Hypoderm je ein Harzkanal, dem gegen das Assimilationsparenchym eine Reihe von Sklerenchymfasern Festigkeit verleiht; die Kanäle enden oben und unten blind und haben nur 0,02—0,03 mm im Durchmesser[1]; sie geben sich im Verein mit dem sie umschliessenden Sklerenchym als helle durchscheinende Randsäume am Blatt zu erkennen. In den Kurztriebnadeln sind öfters keine Harzkanäle vorhanden. In der Längsachse des Blattes verläuft ein Gefässbündel, dessen Holzteil nach oben liegt und welches mit einem nur wenige Zellen starken, am Bastteil liegenden Transfusionsgewebe versehen ist; nach aussen ist es von einem verholzten Ableitungsgewebe umgeben (43). Da die Nadeln an den Langtrieben nicht sehr dicht stehen und die Kurztriebe mit ihren Nadelbüscheln ziemlich weit von einander entfernt sind, so ist die gesammte Belaubung der Lärche dünn und locker. Nichtsdestoweniger ist nach den Zählungen und Berechnungen von Th. Hartig (29a) das Gewicht und die Anzahl der an einem Baume vorhandenen Nadeln sehr beträchtlich. Er stellte fest, dass an einer 60jährigen Lärche, deren Stammholzmasse 1,3 cbm betrug, die im Mai gesammelten frischen Nadeln der Kurztriebe 18 kg wogen, wozu später noch an Langtriebnadeln im geschlossenen Bestande 5 %, an ganz frei stehenden Bäumen 12 % kommen. Für erstere würde sich demnach bei 60jährigem Alter eine Nadelmasse von 18,9 kg ergeben, was einer Nadelzahl von rund 65 Millionen entspricht; die Nadeln eines solchen Bestandes würden eine 6 mal so grosse Fläche als diejenige des Bestandes bedecken, stellen also eine 12 mal so grosse Assimilationsfläche dar.

Das Austreiben der Nadeln an den Kurztrieben erfolgt im zeitigen Frühjahr, bevor noch das Wachstum der Wurzeln beginnt, auf höheren Standorten oder weiter im Norden entsprechend später, z. B. bei Agram am 22. März, bei Wien am 28. März, Passau am 4. April, Innsbruck am 12. April, Prag am 16. April, München am 8. Mai, Dorpat 14. Mai; die allgemeine Laubverfärbung tritt in Giessen durchschnittlich am 21. Oktober ein (115, 224). Die Ablösung der Nadeln geschieht nach H. Mayr (a. a. O.) in der Weise, dass innerhalb des Nadelkissens ein Korkgewebe sich ausbildet, welches nach rückwärts und unten dem ins Blatt ausbiegenden Gefässbündel entlang sich fortsetzt und das Gefässbündel gewissermassen unterbindet; das Abfallen der Nadel geschieht an der Stelle, wo sie sich von ihrem Blattkissen absetzt, hier hinterlässt sie eine dreieckige bis rautenförmige Narbe. Vor dem Abfallen findet in den Nadeln eine bedeutende Verminderung ihres Phosphorsäuregehaltes (von 23,7 auf 3,74 % der Reinasche) und des Kali (von 23,55 auf 4,57 %), dagegen eine Steigerung des Gehaltes an Kalk (von 14,65 auf 22,98 %) und Kieselsäure (von 21,66 auf 57,02 %) statt.[2]

Die Knospen stimmen in ihrer Entwicklungsgeschichte im wesentlichen mit denjenigen der Fichte überein; die am Gipfel der Zweige stehenden sind stumpf eiförmig, die seitlichen ungefähr halbkugelig und 2 mm breit (Fig. 76).

---

[1] H. Mayr in Botan. Centralblatt. Bd. 20, 1884, S. 150 ff.

[2]) R. Weber in Allgem. Forst- und Jagdzeitung. Bd. 49, 1873, S. 367.

Von ihren Schuppen sind die äusseren braun, glänzend, am Rande trockenhäutig, die untersten oft zugespitzt, die übrigen abgerundet oder ausgeschnitten; die innersten (Fig. 79) sind dünnhäutig, oft an ihrem Grunde stielartig verschmälert. Die Schuppen sind durch Harz verklebt, welches von den zartwandigen Epidermiszellen der Oberseite ausgeschieden wird, und am Rande mit Haaren bewimpert: die Epidermiszellen der Unterseite haben stark verdickte und sklerotisierte Aussenwände, die in den äusseren Schuppen unter der Epidermis liegenden Zellen sind dünnwandig und nehmen bald eine korkartige Beschaffenheit an. Unterhalb der Vegetationspunkte der Knospen sind grosse Hohlräume vorhanden, welche als eine Schutzeinrichtung gegen das Erfrieren gedeutet werden: sie können das beim Gefrieren der Zellen gebildete Eis aufnehmen und bis zur Wiederaufsaugung beim Auftauen vor Verdunstung bewahren (59). Beim Austreiben der Knospen (Fig. 80) werden die Knospenschuppen auseinander gedrängt, schlagen sich mit ihren Spitzen nach aussen und zeigen kein weiteres Wachstum („tubuläre Deperulation" von Masters).

Über den Fortgang des Höhenzuwachses der Lärche liegen keine so eingehenden Untersuchungen vor, wie für Tanne, Fichte u. a. Als Beispiele für



Fig. 79. *Larix decidua.* Innere, fast farblose Schuppe aus einer Endknospe. 10:1. (Orig. K).

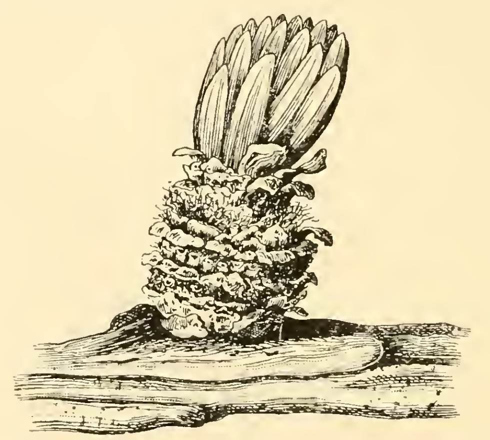


Fig. 80. *Larix decidua.* Austreibender Kurztrieb am 7. April in Zürich (ca. 440 m ü. M.) 6:1. (Orig. L. Schröter).

die Jugendentwicklung (vgl. S. 160) seien die folgenden Zahlen nach Burtt (7) angeführt, welche für 2 Fälle (a und b) Durchschnitte aus je 10 untersuchten Exemplaren darstellen. Danach betrug

im Alter von	die Höhe der Pflanzen a	b	der Zuwachs des letzten Jahres in cm a	b
4 Jahren	113,7	—	25,2	—
5 „	149,4	—	35,7	—
6 „	201,2	—	51,8	—
7 „	259,6	—	58,4	—
8 „	321,5	465,75	61,9	45,25
9 „	385,0	522,5	63,5	56,75
10 „	455,25	600,75	70,25	78,25
11 „	—	688,125	—	87,375
12 „	—	781,125	—	93,00
13 „	—	891,5	—	110,375
14 „	—	1006,25	—	114,75

In beiden Fällen befanden sich die untersuchten Exemplare also noch im aufsteigenden Ast ihrer Wachstumskurve; der Gipfel derselben liegt, wie schon Th. Hartig (29 a) angegeben hat, etwa beim 40. Lebensjahr. Damit stimmen auch die Angaben von J. Hamm (a. a. O.) für in der Bodenseegegend gewachsene Lärchen überein, welche in 7 verschiedene Bodenklassen eingereiht wurden; von ihnen werden hier nur diejenigen Zahlen mitgeteilt, welche sich auf die 3 ersten, der Lärchenentwicklung günstigen Bodenklassen und auf Bäume beziehen, welche in geschlossenem Bestande erwuchsen. Es betrug

im Alter	die Höhe der Bäume in Metern		
von	bei I.	II.	III. Bodenklasse
10 Jahren	5,5	4	4
20 „	10,5	9	7,5
30 „	13,5	14,5	12,5
40 „	22	19,5	17,5
50 „	26,5	23	22
60 „	29,5	26,5	25,5
70 „	32,5	28,5	28
80 „	34	30	29
90 „	34,5	31	30

In höheren Gebirgslagen erleidet die Wachstumsenergie eine bedeutende Herabsetzung.[1])

Über den durchschnittlichen Gang des Dickenwachstums gibt Th. Hartig an, dass der jährliche Zuwachs des Durchmessers in Brusthöhe

bis zum 10. Jahre	5,2 mm
„ „ 20. „	6,5 „
„ „ 40. „	7,8 „
„ „ 60. „	5,75 „
„ „ 80. „	5,2 „

beträgt. Die grösste Massenerzeugung von Stammholz fällt nach demselben Autor etwa in das 60. Lebensjahr. Natürlich verringert sich der ausserordentlich rasche Höhen- und Dickenzuwachs beträchtlich in höheren Gebirgslagen. Als Maximalhöhe des Baumes wird 53,7 m, als grösster Stammdurchmesser 1,6 m, als höchstes Lebensalter 600 Jahre angegeben (95).

An den erwachsenen Bäumen verjüngt sich der Stamm stark nach oben, die normal ausgebildete Krone hat eine pyramidal-kegelförmige Gestalt, welche nicht nur im geschlossenen Bestande, sondern auch an freistehenden Exemplaren von einer verhältnismässig geringen Grösse ist, weil die unteren Äste wegen ihres grossen Lichtbedürfnisses bis auf eine Höhe von 6—10 m absterben (29 a). Die Hauptäste sind dünn und verlaufen in ihrem unteren Teil horizontal, erst im hohen Alter verdicken sich einzelne Äste beträchtlich, behalten aber ihre aufwärts gebogene Richtung bei; die Nebenäste hängen nach abwärts und bedingen mit ihrer hellen sommerlichen Belaubung und leichten Beweglichkeit im Winde die anmutige und freundliche Erscheinung des Baumes. Die Krone ist so gebaut, dass auf sie fallender Regen in zentrifugaler Richtung abgeleitet wird: die von den aufgerichteten Nadeln der Kurztriebe aufgefangenen Regentropfen sammeln sich und gelangen allmählich zu den Nadeln der herabhängenden Langzweige tieferer Äste und damit zu deren Enden, von denen sie in derselben Weise immer weiter nach abwärts und weiter nach aussen sich verbreiten, um von den untersten, am weitesten ausladenden Ästen zu Boden zu fallen und in der Region, in welcher die jungen Saugwurzeln sich ausbreiten, in den Erdboden einzudringen (95).

[1]) Vgl. A. Bühler in Forstwissensch. Centralbl. Bd. 30, 1886, S. 1.

Im Holz der Lärche bildet sich ähnlich wie bei den Kiefern, aber im Gegensatz zum Tannen- und Fichtenholz, ein umfangreicher, mehr oder weniger rotbraun gefärbter Kern aus, welcher sich namentlich an den im Hochgebirge erwachsenen Bäumen („Stein-Lärchen" in den bayerischen Alpen) durch tief rotbraune Färbung und wegen der ausserordentlich starken Verdickung der Zellwände durch ein so hohes spezifisches Gewicht auszeichnet, dass das Lärchenholz an Güte die erste Stelle unter unsern Nadelhölzern einnimmt. Das Tragvermögen der frischen Zellwandsubstanz beläuft sich nach Schellenberg[1]) auf 15,234 kg pro 1 qmm, ungefähr auf dieselbe Grösse, wie bei der Fichte. Das spezifische Gewicht des Holzes im ganzen beträgt im frischen Zustand 0,574 bis 1,144, durchschnittlich 0,818, im lufttrockenen Zustand 0,400—0,779, durchschnittlich 0,600; bei keiner Holzart tritt die Gewichtszunahme während der Kernholzbildung gleich scharf und deutlich hervor: sie kann bis auf 10 % der Substanz und höher steigen. In den Hochgebirgslagen scheint dieser Verkernungsprozess weit energischer zu sein, als in der Ebene: eine 100jährige Lärche aus einer Hochlage Tirols von über 1000 m zeigte eine Zunahme des spez. Gewichtes im Kernholz gegenüber dem Splint um 50 % (25). Durch L. Tetmajer[2]) wurde die mittlere Zugfestigkeit des Holzes auf 896 kg pro 1 qcm, die mittlere Druckfestigkeit auf 342 kg pro 1 qcm, die mittlere Biegungsfestigkeit auf 534 kg pro 1 qcm festgestellt. Von ausserordentlicher Güte ist das Kernholz der Äste, dessen spezifisches Trockengewicht in einem Fall 0,822 gegenüber von 0,426 beim Splintholz betrug. Im Stamme sinkt das spezifische Trockengewicht sowohl des Splintes wie des Kernes von unten nach oben bedeutend und gleichmässig, z. B. bei einem 70jährigen Baume

von 0,548 im Splint, 0,594 im Kern, 0,572 im ganzen Holz bei 1,5 m Höhe
auf 0,494 „ „ 0,508 „ „ 0,492 „ „ „ „ 27,5 „ „

Sehr geringwertig ist das Wurzelholz, dessen spez. Trockengewicht nach R. Hartig (25), dem auch die übrigen vorstehenden Angaben entnommen sind, in einem Falle 0,432 im Kern, 0,348 im Splint betrug.

Die Lärche ist in demselben Sinn, wie die Kiefer, ein sog. Fettbaum, da die Markstrahlen des Holzes während des Winters fettes Öl als Reservestoff enthalten.[3]) Wenn S. Simon[4]) gefunden hat, dass der prozentische Anteil der Markstrahlen am ganzen Holz ein wenig grösser ist, als bei der Fichte — im Stamm bei 1 m Höhe durchschnittlich 7,15% für Lärche, 5,31% für Fichte — so möchte doch bezüglich der hieraus gezogenen Schlüsse auf einen Zusammenhang zwischen dem Volumen der Markstrahlen und der Dauer der Assimilationstätigkeit der Blätter um so mehr Vorsicht geboten sein, als die Feststellung des Volumens des Markstrahlparenchyms bei der Fichte nicht genau erfolgen kann.

Die Wasserleitung im Holzkörper fällt dem Splintholze zu, dessen Wassergehalt in einem bestimmten Fall (bei einem 70jährigen Baum) 60,6% gegen 34,6% im ganzen Holz und 19,1% im Kernholz betrug; in den Monaten Juni und Juli zur Zeit der lebhaftesten Transpiration erwies sich das Holz am wasserreichsten, im April und Oktober am wasserärmsten. Entsprechend dem Anteil des Splintes am ganzen Holzkörper wächst der Wassergehalt im Baume von unten nach oben (25).

Die Jahresringe treten in dem Holze, welches in seinem anatomischen Bau mit dem der Fichte fast vollständig übereinstimmt, besonders deutlich hervor, weil die Herbstholzschicht nach beiden Seiten sehr scharf abgegrenzt ist. Be-

[1]) Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik. Bd. 29, 1896, S. 242.

[2]) Methoden und Resultate der Prüfung der schweiz. Bauhölzer. 2. Aufl. Zürich 1896.

[3]) A. Fischer in Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 22, 1891, S. 73.

[4]) Berichte der deutschen Botan. Gesellsch. Bd. 20, 1902, S. 229.

züglich der mechanischen Eigenschaften des Holzes wird neben seinem bereits erwähnten hohen spez. Gewicht seine Festigkeit und Elastizität hervorgehoben, worin es den besten Holzarten mindestens gleichkommt (30). Im ganzen wird man sich die mechanische Leistung des Holzkörpers im Stamme etwa so denken dürfen, wie sie für die Kiefer auf Grund eingehender Untersuchungen festgestellt ist.

Der Aschengehalt des Holzes beträgt nach Ebermayer[1]) 0,14—0,25, durchschnittlich 0.17%; davon kommen von 100 Teilen Reinasche 33,57 auf Kali, 45,14 auf Kalk, 13,20 auf Magnesia, 7,68 auf Phosphorsäure. Im Kernholz steigt verglichen mit dem Splintholz nach Weber[2]) der Gehalt an Kalk, Magnesia und Kieselsäure, dagegen verringert sich der Kaligehalt etwa auf die Hälfte, der Phosphorsäuregehalt auf ein Viertel.

Die allmählichen Umbildungen des Haut- und Rindengewebes verlaufen in folgender Weise. An jungen, hell grünlichgelben Trieben bilden die Blattkissen lange, etwa 1 mm breite, dicht neben einander liegende, flache Rippen (Fig. 76), welche schon im zweiten Jahre auseinander gedrängt werden und weiterhin aus ihrer anfänglich parallelen Lage in unregelmässig geschlängelte Linien übergehen, um endlich bis auf die kurzen Höckerchen der Blattnarben, welche noch an fingerdicken Zweigen zu sehen sind, ganz zu verschwinden. In der primären Anordnung ist die Epidermis glatt und glänzend und wird durch ein 1—3schichtiges Hypoderm kleiner, stark verdickter Zellen verstärkt. Die äusserste Lage der Rindenzellen entwickelt sich, Mitte Juli von der Basis der diesjährigen Triebe her beginnend, zu einem Phellogen, welches das lange Zeit an seiner Innengrenze fortwachsende Periderm erzeugt. Eine in der Mitte desselben verlaufende Korkzellenreihe wird in der Regel schon am Ende der ersten Vegetationsperiode, wo auch bereits die Abstossung der Epidermis beginnt, sklerotisch (53). Die Tätigkeit dieses Oberflächenperiderms hält lange Zeit, nach Mohl[3]) bis zum 18. Jahre an; in ihm treten nach Stahl[4]) auch Lenticellen auf, welche aus dem Phellogen hervorgehen und bedeutend später entstehen als das Periderm. An den jungen mit Periderm umkleideten, aber noch lenticellenlosen Zweigen kommuniziert die Binnenluft durch die Spitze der Kurztriebe mit der Aussenluft.

Auf jungen Bäumen oder jungen Zweigen älterer Bäume scheidet sich besonders in heissen Sommern, aber anscheinend sehr selten und nur im Dep. des Hautes Alpes, die sog. Manna von Briançon aus, welche in der Hauptsache aus Melezitose, einer zur Rohrzuckergruppe gehörenden Zuckerart ($C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$) besteht (**80**).

Die Borkebildung beginnt tief unter dem Periderm und der dabei erzeugte Kork erreicht kolossale Dimensionen. Die Tätigkeit der hier auftretenden Phellogene dauert 1—5 Jahre, die äusseren Korklagen sklerotisieren zu einer zusammenhängenden Steinplatte und sind scharf abgegrenzt von dem zartzelligen Schwammkork, welcher deutliche Jahrringbildung zeigt, indem seine Zellen periodisch von der kubischen in eine platte Form übergehen. Durch Sklerotisieren des Phelloderms wird der Schwammkork auch inwendig von Steinplatten begrenzt, welche glatt sind und auf dem Querschnitt als derbe, rosenrote, quergezogene Maschen in der rotbraunen Borke erscheinen. Die Borkeschuppen sind flach muschelig mit unregelmässig zackigem Umriss, an frischen Ablösungsstellen schön rot gefärbt (53). Aussen reisst die Borke mit zunehmendem Alter der Länge und der Quere nach auf, wird sehr stark schuppig und erreicht eine ausserordentliche

[1]) Physiologische Chemie der Pflanzen. Berlin 1882. S. 737.
[2]) Forstlich-naturwissensch. Zeitschrift. Bd. 2, 1893, S. 209.
[3]) Botan. Zeitung. Bd. 17, 1859, S. 337.
[4] Botan. Zeitung. Bd. 31, 1873, S. 599.

Mächtigkeit, wobei sie von bis zu 10 cm tiefen Furchen durchzogen sein kann (30). Sie enthält nach Weber (a. a. O.) sehr viel Kali und Phosphorsäure und nach Councler[1]) 9,4% Gerbstoff in der Trockensubstanz. Nach Flury[2]) zeigt das Rindenprozent am unteren Stammende verhältnismässig hohe Werte (bis zu 26,6%), sinkt nach oben rasch und nimmt dann wieder schnell so zu, dass es gegen die Derbholzgrenze hin ungefähr wieder so viel beträgt wie an der Basis.

Über die Entstehung, das Wachstum und die Verteilung der Harzkanäle in den verschiedenen Organen der Lärche liegt eine eingehende Untersuchung von H. Mayr[3]) vor, welcher im folgenden das in ökologischer Hinsicht Wichtige entnommen ist. Die einjährige Lärche verhält sich wie die junge Fichte, im 2jährigen Pflänzchen wird der Holzteil des Stengels von einer verschieden grossen Anzahl (bis 6) von Harzgängen durchzogen; im epikotylen Stengelgliede sind schon im 1. Jahre Holz- und Bastharzgänge vorhanden, ausserdem auch Rindengänge, welche der innern primären Rinde angehören und mit denen des Bastes und Holzes nicht zusammenhängen. In den Kurzzweigen finden sich in der inneren primären Rinde 8 oder 13 Harzlücken von elliptischer oder kugeliger Gestalt und 0,5 mm Durchmesser; sie sind im Querschnitt kreisförmig angeordnet und stehen weder mit den Harzgängen der Nadeln noch mit den Harzlücken des vorausgehenden oder folgenden Jahrestriebes in Verbindung. Am jährigen Kurztrieb sind nur 2—3 dieser Harzlücken vorhanden, erst im folgenden Jahre treten die übrigen auf. In den einjährigen Langtrieben liegen im Hypoderm Harzgänge, meist zu 2 in jedem Blattkissen, welche sich nur auf die Länge eines Internodiums erstrecken und mit denen der Nadeln keine Verbindung haben; sie endigen unten blind und sind in ihrem oberen Drittel erweitert. Schon um die Zeit der ersten Peridermbildung werden sie ausser Funktion gesetzt und in die Korkschichten einbezogen.

Nachdem im Holzkörper die ersten vertikalen Harzgänge aufgetreten sind und das Cambium sich zu einem Ringe geschlossen hat, entstehen im Bastteil die Harzlücken als blinde und isolierte Endigungen horizontaler Markstrahlenharzgänge, welche von einem Vertikalgang des Holzes ausgehen. Später obliteriert das Zwischenstück im Holz- und Bastteile, sodass am Schluss des ersten Vegetationsjahres nur isolierte, kugelige oder elliptische Harzlücken unmittelbar unter der inneren primären Rinde vorhanden sind. Im 1. Jahr hat die Harzlücke einen Tangentialdurchmesser von 0,1 mm, im 2. Jahre erweitert sie sich auf 0,2—0,3 mm, und im neugebildeten Bastteil entstehen abermals Harzlücken und korrespondierende Vertikalgänge im Holz. Im 3. Jahre wiederholt sich dasselbe und obliterieren für die Mehrzahl der Harzlücken die Verbindungsgänge; diese sind stets in einen Markstrahl eingeschlossen und wachsen im Cambium im Verhältnis zu dessen Tätigkeit, infolge der tangentialen Zerrung erweitern sie sich um so mehr, je weiter sie nach aussen liegen. Etwa vom 8. Jahre an erfolgt durch Peridermbildung bereits eine Ausschneidung der ältesten Harzlücken, und vom 25. Jahre an ist wohl kaum mehr eine lebende Harzlücke vorhanden, es durchsetzen den Bast nur horizontale Harzgänge. Durch die Borkeschuppen werden deren Enden in derselben Weise, wie bei der Fichte, abgeschnitten; da die nicht mehr funktionierenden Kanäle sich mit einem Füllgewebe verstopfen, innerhalb dessen die Korkschicht durchsetzt, so kann bei der Löslösung der Schuppen kein Harzerguss stattfinden. Der Holzkörper wird von den vertikalen und den Markstrahlkanälen durchzogen, die Länge der ersteren ist nicht unbegrenzt, sondern beträgt wohl nie über 50 cm, sie enden entweder

[1]) Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen. Bd. 16. 1884, S. 1.

[2]) Mitteil. d. Schweizer. Centralanstalt f. d. forstl. Versuchswesen. Bd. 5, 1897, S. 203.

[3]) Botan. Centralblatt. Bd. 20, 1884, S. 150 ff.

beiderseits blind, oder legen sich mit einem Ende an Nachbarkanäle an. Mit Hilfe der Horizontalkanäle stellen sie ein zusammenhängendes System dar. — In den Wurzeln sind anfangs 2 an der Aussenseite der beiden primären Bastteile liegende Harzgänge vorhanden, welche sich beim Dickenwachstum radial erweitern und nach Zustandekommen des Holzringes zahlreiche Markstrahlharzgänge aus sich hervorgehen lassen; später verhalten sich die Kanäle ebenso, wie die im Stammholz.

Der in den Harzgängen enthaltene Terpentin besteht (**80**) aus ungefähr 15% Öl und 85% Harz; genauer ist seine Zusammensetzung von Tschirch und Weigel[1]) untersucht worden, wonach er aus freien Harzsäuren, nämlich der kristallinischen Laricinolsäure $C_{20}H_{30}O_2$ und vorzugsweise der amorphen Larinolsäure $C_{18}H_{26}O_2$, ferner aus einem resenartigen Körper, aus ätherischem Öl, wenig Bernsteinsäure, Bitterstoff, Farbstoff und Wasser besteht.

Einen ausreichenden Schutz gegen Verletzungen durch höhere Tiere gewährt der Harzgehalt der Blätter und Achsenorgane den Lärchen nicht, da sie (**95**) vom Vieh ebenso verbissen werden, wie die Fichte, und auch vom Wild starke Beschädigungen erleiden (**150**).

Die Lärche wird bei freiem Stand etwa im 15. Jahre, im Schlusse mit 20 bis 30 Jahren blühbar, an sonnigen trockenen Standorten tritt die Mannbarkeit noch früher ein, doch enthalten dann die Zapfen meistens taube Samen; an günstigen Örtlichkeiten ist alle 3—4 Jahre, meistens aber nur alle 7—10 Jahre eine reichliche Samenernte. Wie alle andern Nadelhölzer ist die Lärche anemogam; sie gehört zu den einhäusigen Arten und zeigt in der Hervorbringung ihrer männlichen und weiblichen Blüten gewisse Regeln, welche von F. W. C. Areschoug (**3**) genauer festgestellt worden sind. Alle Blüten gehen aus Kurzzweigen hervor, deren Entwickelung damit zugleich abschliesst, und zwar produziert nur eine geringe Anzahl von Kurzzweigen schon im 1. Lebensjahre Blüten, die alsdann immer weiblich sind, meistens werden die Kurzzweige im 2. oder 3., selten im 4. Jahr blühbar; weibliche Kurzzweige findet man vorzugsweise auf den Nebenachsen 1. und 2. Ordnung, männliche auf denen 2.—4., sehr selten 1. Ordnung. Es können demnach männliche und weibliche Blüten in unmittelbarer Nachbarschaft beisammen stehen (Fig. 81). Im allgemeinen bestätigt sich auch bei der Lärche das Gesetz, welches überhaupt für einhäusige Bäume gilt, dass nämlich die männlichen Blüten auf den weniger entwickelten und weniger lebenskräftigen Achsenorganen entstehen. Männliche Blüten sind immer in einer viel grösseren Anzahl vorhanden, als weibliche. In seltenen Ausnahmefällen sind Zwitterblüten beobachtet worden, welche aus weiblichen Blüten dadurch hervorgehen, dass das grüne Nadel-



Fig. 81. *Larix decidua.* Zweig mit einer aufrechten weiblichen und mehreren abwärts gewendeten männlichen Blüten in natürlicher Lage. 1:1. (Nach Hempel und Wilhelm).

---

[1]) Archiv der Pharmacie. Bd. 238, 1900, S. 387.

büschel, welches diese normal am Grunde umgibt, vollständig oder in seinem oberen Teil zu Staubblättern umgewandelt wird.[1])

Die Blütezeit fällt, gleichzeitig mit dem Laubausbruch, je nach der Höhenlage zwischen Mitte März und Mitte Mai (Giessen durchschnittlich 6. April). Die weiblichen Blüten sind an ihrem Grunde von einem Nadelbüschel und unterhalb dieses von den Knospenschuppen umgeben; zwischen den obersten Nadeln und den untersten normalen Deckschuppen der Blüte finden sich Übergangsformen zwischen beiden in Gestalt verkürzter, am Grunde schuppig verbreiterter Nadeln (30). Die weiblichen Blüten sind ausgesprochen negativ geotropisch. sodass ihr Stiel sich unter allen Umständen scharf nach oben wendet

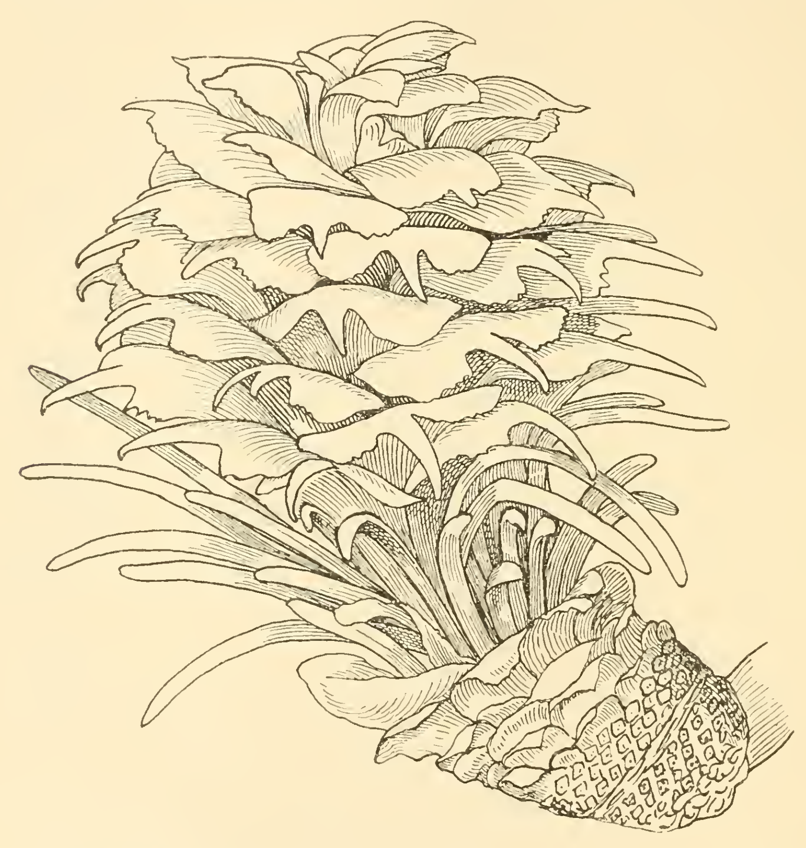


Fig. 82. *Larix decidua.* Weibliche Blüte, am Grunde von Schuppen und Laubblättern umgeben und aus einem 3jährigen Kurzzweig hervorgehend, an dem die Narben der abgefallenen Laubblätter und die Knospenspuren kenntlich sind. 6 : 1. (Orig. K.)

und die Blüte aufrecht steht (23). Sie ist von einer rundlich-eiförmigen Gestalt (Fig. 81, 82), 10—15 mm lang und ähnelt der von *Abies* insofern, als die grossen Deckschuppen die kleinen Fruchtschuppen vollständig verdecken und die Leitung des Pollens zu den Samenanlagen übernehmen. Die Deckschuppen zeigen eine lebhaft dunkelrote Färbung, die wohl als Schutzmittel gegen niedere Temperaturen aufzufassen ist, sind dünn, verkehrteiförmig mit einer langen, in der End-

[1]) H. Mayr, a. a. O — F. Noll in Sitzungsber. d. Naturf. Ver. d. preuss. Rheinl. u. Westf. Bd. 49, 1892, S. 57.

ausrandung stehenden Spitze, vorn und an den Seitenrändern etwas abwärts gebogen, am Grunde steil aufgerichtet. Selten sind die Deckschuppen und damit die ganze weibliche Blüte grünlichweiss oder schneeweiss, bisweilen auch rötlichgelb oder schwefelgelb gefärbt. Am Grunde der Deckschuppe liegt die kleine, hellgrüne Fruchtschuppe (Fig. 83) jener dicht an; sie ist nur so gross, dass die beiden Samenanlagen darauf Platz finden, deren nach innen gerichtete Mikropylen in helmförmige, nach oben und innen gewandte Lappen ausgezogen sind (73, 74). In der Achsel der Fruchtblätter stehen, in 2 Büschel angeordnet, Haare, die sich meistens aus 3 Zellen zusammensetzen und zum Teil aus der Epidermis der Zapfenspindel, zum geringeren aus derjenigen des Fruchtblattes ihren Ursprung nehmen; A. Kramer,[1]) der diese Haarbildungen beobachtet hat, ist geneigt, ihnen eine Funktion beim Auffangen des zwischen die Schuppen geführten Pollens zuzuschreiben.

Die männlichen Blüten (Fig. 81) tragen an ihrer Basis keine Nadeln, sind stets nach abwärts gerichtet und positiv geotropisch; sie sind von eiförmig-kugeliger Gestalt, 5—10 mm lang, denen der Tanne und Fichte ähnlich, und haben eine schwefelgelbe Farbe. Die Antheren (Fig. 84) tragen einen abgerundeten, grünen Konnektivkamm und wenden wegen der umgekehrten Lage der Blüte ihre beiden

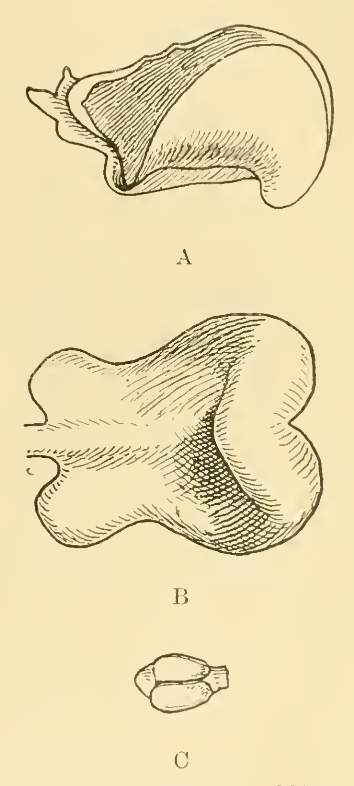


Fig. 84. *Larix decidua.* Staubblätter. A in natürlicher Lage von der Seite gesehen, von den beiden geöffneten Pollensäcken der eine sichtbar, mit seinem „Ausguss"; B dasselbe von oben gesehen; C ein Staubblatt von der (morphologischen) Unterseite gesehen, mit noch geschlossenen Pollensäcken. A und B 20 : 1, C 6 : 1. (A, B nach Goebel, C Orig. K.)

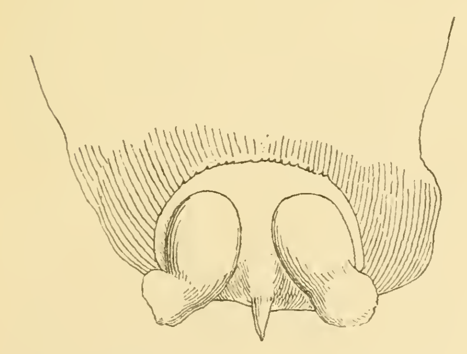


Fig. 83. *Larix decidua.* Unteres Ende einer Deckschuppe mit der Fruchtschuppe, welche die 2 Samenanlagen trägt, von oben gesehen. 15 : 1. (Orig. K.)

Pollensäcke nach oben; sie öffnen sich durch einen Riss, welcher schief zur Längsachse des Pollensackes ansetzt und dadurch dessen Wand in einen kleineren nach oben gewendeten und einen grösseren unteren Teil zerlegt. Beim Austrocknen schrumpft die Wand zusammen, der Riss erweitert sich infolgedessen und die Wand nimmt eine solche Gestalt an, dass sie einen nach unten führenden „Ausguss" liefert (Fig. 84 A), durch welchen die Pollenkörner in kurzer

[1]) Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte und des anatomischen Baues der Fruchtblätter der Cupressineen und der Placenten der Abietineen. Dissert. Leipzig 1885. S. 31.

Zeit entleert werden (23). Diese besitzen keine Luftsäcke, sind halbkugelig, blassgelb, mit glatter Exine versehen, 0,075—0,087 mm gross (74, **209**) und enthalten reichliche Stärke; bei Benetzung mit Wasser quillt die Intine stark auf, sprengt die Exine und wirft sie häufig ab (**11**).

Die Bestäubung erfolgt im wesentlichen wie bei *Abies*, indem die auf die weiblichen Blüten vom Winde übertragenen Pollenkörner von den Deckschuppen, auf denen sie hinabrollen, den kleinen fleischigen Fruchtschuppen zugeleitet werden, an deren abgerundeten Rändern sie weiter abwärts gleiten. Hierbei müssen sie auf die Mikropylenlappen fallen und in die Mikropyle aufgenommen werden. Nach erfolgter Bestäubung verdorrt der helmförmige Mikropylenfortsatz sehr bald und hilft dazu, die Mikropyle zu schliessen, die Zapfen behalten ihre aufgerichtete Stellung immer bei, die Fruchtschuppen, welche zusammenhängende Systeme von Harzkanälen besitzen, wachsen bedeutend heran, während die Deckschuppen in ihrer Entwicklung stehen bleiben und vertrocknen (73, 74). Zum Schutz der jungen Samenanlagen legen sich die Fruchtschuppen dicht aufeinander, und die auf der Blütenachse, sowie auch am Schuppenrande stehenden Haare umhüllen die jungen Samen (79). Die Ausbildung der Samen ist häufig mangelhaft, besonders ausserhalb des natürlichen Verbreitungsgebietes der Lärche; auch scheint Geitonogamie erfolglos zu sein, da nach einer Mitteilung von Körnicke[1]) ein isoliert stehender Baum nur Zapfen mit tauben Samen trug.

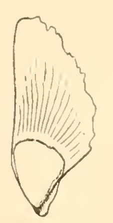
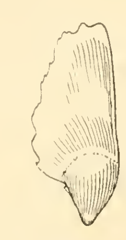



Fig. 85. *Larix decidua.* Samen mit Flügel, links von der inneren, rechts von der äusseren Seite. 3:1. (Orig. K.)

Die Zapfen beginnen Mitte September zu reifen, sind länglich-eiförmig, $2^1/_2$—4 cm lang und von hellbrauner Farbe, variieren indessen in ihrer Grösse und in der Form ihrer Schuppen. Zu Beginn des Frühlings im 2. Jahre fangen sie an, ihre Schuppen zu öffnen, schliessen sie aber wieder, wenn rauhe und feuchte Witterung eintritt, und ganz allmählich rücken die Samen zwischen den Schuppen hervor, sodass die ersten etwa nach 4 Wochen ausfliegen. Manche bleiben anfangs auf den auseinandergesperrten Schuppen wie auf einem Löffelchen liegen und werden dann vom Winde fortgetragen, aber für die Mehrzahl ist ein stossartiges Rütteln der Zapfen zu ihrer Befreiung erforderlich, was vielleicht durch körnerfressende Vögel oder Eichhörnchen vollzogen wird.[2]) Auch dadurch machen Eichhörnchen, Fichten- und Kiefernkreuzschnabel die Samen aus den Zapfen frei, dass sie diese zerreissen. Darüber kann oft längere Zeit vergehen, sodass man selbst in alten Zapfen, deren Spindel bereits morsch geworden ist, noch einige Samen finden kann. Dieselben (Fig. 85) sind von glänzend hellbrauner Farbe, dreieckig-eiförmig, 3—4 mm lang, mit einem ebenso gefärbten, 13 mm langen, 5 mm breiten Flügel versehen, und werden vom Winde in derselben Weise transportiert, wie die Fichtensamen. Sie wiegen mit dem Flügel 7,7—9,3, durchschnittlich 8 mgr, im entflügelten Zustand 4,3—8,3, durchschnittlich 5,9 mgr. Der Flügel bleibt immer mit dem Samen verwachsen, bedeckt ihn auf der oberen Seite ganz, auf der unteren nur an der äussersten Spitze; die Samenschale ist hart und enthält keine Harzgänge, der farblose Embryo liegt in dem ölhaltigen Nährgewebe und trägt 5—7 Kotyledonen. Der frische Samen enthält

[1]) Verhandl. d. Naturhist. Ver. d. preuss. Rheinl. u. Westf. Bd. 47, 1890. Korresp.-Blatt S. 92.

[2]) Weise in Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. Bd. 19, 1887, S. 5.

10.81% Wasser, 10.98% Ätherextrakt, 52,09% Rohfaser, 4,02% Proteïn, 2.29% Asche, 19,81% Harze und stickstofffreie Extraktstoffe.[1]) Die leeren Zapfen bleiben noch lange am Baum hängen und fallen oft mit den sie tragenden Zweigen ab.

Eine vegetative Vermehrung besitzt die Lärche unter natürlichen Entwicklungsverhältnissen nicht, das Vorkommen von Wurzelausschlägen, wovon in der forstlichen Literatur Erwähnung geschieht, ist zweifelhaft.[2]) Dagegen gehen Absenker und selbst Stecklinge an (**150**), und besitzt der Baum die Fähigkeit, nach dem Abhieb des Stammes aus Adventivknospen Stockausschläge, ähnlich wie die Laubhölzer, zu treiben (**224**), auch hat man die Bildung von Überwallungswülsten an gefällten Stämmen im ersten Jahr nach der Fällung beobachtet.[3]) Hie und da vorkommende umfangreichere oder vollständige Überwallung von Stümpfen ist auf Verwachsung der Wurzeln mit solchen noch lebender Bäume zurückzuführen (**150**, 30). Als Unterlage eignet sich die Lärche zur Veredelung nicht nur mit andern *Larix*-Arten, sondern auch mit Cedern.[4])

5. Gattung. **Pinus Mill.**

5. Pinus silvestris L., Gemeine Kiefer. (Bearbeitet von Kirchner.)

Unter allen einheimischen Nadelbäumen besitzt die immergrüne, fakultativ mykotrophe Kiefer den grössten Verbreitungsbezirk, weil sie extreme Temperaturen erträgt und mit niederem Feuchtigkeitsgehalt der Luft und geringen Wasser- und Nährstoffmengen im Boden sich begnügt. Neuere Untersuchungen von P. E. Müller,[5]) A. Moeller[6]) u. A. machen es wahrscheinlich, dass sie in ihren Mykorrhizen ein Mittel zur Assimilation des atmosphärischen Stickstoffes besitzt. Sie kommt noch in Gegenden fort, in denen, wie in Ostsibirien, im Winter Temperaturen von — 40° C und darunter eintreten und die Vegetationszeit kaum 3 Monate beträgt; sie erträgt aber auf der andern Seite auch ein Klima, in welchem die winterliche Ruhe nur 3—4 Monate andauert und maximale Temperaturen von über 35° C vorkommen. Reichlicher Sonnenschein während der Vegetationsperiode sagt der Kiefer besonders zu, dagegen flieht sie Gegenden, in denen während der warmen Jahreszeit der Himmel anhaltend bewölkt ist oder häufige Nebel eintreten; deshalb kommt sie in Gebirgen viel weniger vor als in der Ebene (**224**). In Gebirgen verlangt sie sonnige Lage, sodass sie z. B. im württembergischen Schwarzwald auf mittleren oder besseren Böden, wo sie mit der Tanne in Konkurrenz tritt, sich auf die Süd-, Südwest- und Westlagen, besonders auf die stärker geneigten Hänge zieht, im übrigen mit solchen Böden vorlieb nimmt, welche der anspruchsvollen Tanne nicht mehr genügen.[7]) Analog verhält sie sich nach Radde im Kaukasus.

Die Transpirationsgrösse der Kiefer (in 1 Jahr auf 100 g Blatttrockensubstanz 10372 g Wasser) ist zwar erheblich grösser als diejenige der Tanne (32, 33), weist aber deutlich auf die Zugehörigkeit des Baumes zu der Vereinsklasse der xerophilen Nadelbäume hin; wegen ihres tiefgehenden und sich weit ausbreitenden Wurzelsystems ist die Kiefer im stande, ihren Wasserbedarf aus einem viel trockeneren Boden zu decken, als die Tanne. Sie ist zwar entschieden kieselhold,

---

[1]) L. Jahne in Centralbl. f. d. ges. Forstwesen. Bd. 7, 1881, S. 364.

[2]) J. Hamm a. a. O

[3]) Beling in Monatsschr. f. d. Forst- u. Jagdwesen. 1874, S. 128.

[4]) O. Teichert in Lebl's Illustr. Gartenzeitung, Bd. 25, 1881, S. 35.

[5]) Studien über die natürlichen Humusformen, Berlin 1887.

[6]) Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. Bd. 34, 1902, S. 197. Bd. 35, 1903, S. 257 u. 321.

[7]) v. Uexküll-Gyllenband in Monatsschr. f. d. Forst- u. Jagdwesen. 1877, S. 15—24.

aber doch nicht an eine bestimmte geognostische Unterlage gebunden und kommt, sofern nur das Gestein genügend zerklüftet ist, um die Ansammlung von Humus zu gestatten und dem Wurzelwachstum Raum zu geben, auf Granit, kristallinischem Schiefer, Porphyr, Basalt, Phonolith, auf Kalk, Dolomit, Sandstein u. a. vor. Am besten gedeiht sie auf einem tiefgründigen, lockern, im Untergrund mässig feuchten, lehmigen Sandboden, wie er ihr in diluvialen Ebenen z. B. Norddeutschlands geboten ist; doch nimmt sie auch mit magerem Sandboden vorlieb und kümmert auf solchem nur, wenn er auch in der Tiefe trocken ist. Auch auf frischen, humosen und fruchtbaren Böden gedeiht der Baum, weniger dagegen auf sehr schwerem, anhaltend nassem, besonders torfigem Boden (224); doch kommt er auch auf solchem vor und zeigt sich in Schweden auf Mooren der Fichte überlegen, die ihn sonst auf allen andern Bodenarten, wo er mit ihr in Konkurrenz tritt, verdrängt.[1]) Die auffallende Erscheinung, dass die Kiefer sowohl auf äusserst trockenem und warmem, wie auch auf sehr feuchtem und kaltem Boden wachsen kann, erklärt sich vielleicht dadurch, dass kalter Boden trotz seiner Feuchtigkeit als „physiologisch trocken" anzusehen ist und die Atmung der Wurzeln durch seine Armut an Sauerstoff erschwert (205). An die mineralischen Nährstoffe im Boden machen erwachsene Kiefern sehr geringe Ansprüche, da bei Hochwaldbetrieb durch 80—100jährige Bäume dem Boden pro Jahr und Hektar in der Holzernte nur 12—16 kg Mineralstoffe, darunter 2—3 kg Kali, 7—11,5 kg Kalk und 0,8—1,9 kg Phosphorsäure entzogen werden (18); auch der Stickstoffbedarf ist bei der Kiefer geringer als bei Tanne und Fichte, denn vom Kiefernwald werden bei mittlerer Produktion pro Jahr und Hektar 34,3 kg Stickstoff (gegenüber 37,5 kg bei Fichte und 41 kg bei Tanne) aufgenommen.[2]) In der frühen Jugend sind die Ansprüche der Kiefer an den Boden grösser; nach den Untersuchungen von L. Dulk[3]) wurden einer Saatschule durch einjährige Kiefern pro Hektar 11,1 kg Phosphorsäure, 19,5 kg Kalk, 3,4 kg Magnesia und 23,5 kg Kali entzogen.

Die Verbreitung der Kiefer erstreckt sich über fast ganz Europa und einen grossen Teil Nordasiens; ihre Nordgrenze verläuft vom 70. Breitegrad an der Nordwestküste Norwegens über den Parsanger Fjord (70° 20′) durch Lappland unter 68° 50′ zum Südufer des Emaresees und längs des Nendamjokiflusses zum Pasvigfjord (69° 30′) am Eismeer, von der Kolabucht geht die Grenze durch die Halbinsel Kola und das weisse Meer ins Petschoragebiet unter 67° 15′ und weicht von hier nach Süden zurück, wobei der Ural wahrscheinlich unter 64° getroffen wird; in Sibirien hält sich die Nordgrenze südlich vom Polarkreis und erreicht am Südabhange des Werchojanski'schen Gebirges etwa bei 150° östl. Länge ihren östlichsten Punkt (224). Mit der Fichte bildet die Kiefer die Nordgrenze der Nadelwaldregion, in Westskandinavien die erstere noch überholend, in Russisch-Lappland mit ihr gleichen Schritt haltend, in den russisch-sibirischen Wäldern durchaus und oft bedeutend hinter der Fichtengrenze zurückbleibend; überall zieht sie sich auf trockenen oder frischen Boden zurück und kommt an nassen Standorten nicht fort, tritt aber bis zu ihrer Grenze baumartig, z. T. in Exemplaren auf, deren Alter sich bei einem Stammdurchmesser bis zu 74 cm auf mindestens 600 Jahre, wahrscheinlich aber noch mehr beläuft (96). Die Ostgrenze des Baumes zieht sich nach Süden zum Stanowojgebirge, durch das Gebiet der Seja zum oberen Amur und auf nicht genau bekanntem Wege in die Gebirge Dahuriens, des Baikalischen Sibirien und zum Altai. Die Südgrenze verläuft unregelmässig durch Südrussland, vom Ural unter etwa 52° gegen 54° 30′ im Tula'schen Gouvernement, von da südwärts, Charkow einschliessend, bis zum 49.

---

[1]) Henning, E., nach Botan. Jahresber. Bd. 23, 1. Abt., 1895, S. 353.

[2]) Ebermayer, E., Physiologische Chemie der Pflanzen. Berlin 1882, S. 67.

[3]) Monatsschrift für Forst- u. Jagdwesen. 1874, S. 289.

Breitegrade und etwa unter 50° die Grenze von Galizien treffend, südlich nach Siebenbürgen, den Karpathen folgend zum Berge Kopavnik in Serbien, durch die Gebirge Dalmatiens und Kroatiens, durch Illyrien, Venetien und die Lombardei nach dem ligurischen Apennin; von hier springt die Südgrenze auf die Seealpen über, biegt nordwärts nach den Cevennen und der Auvergne, wendet sich über die Ostpyrenäen hinweg nach Catalonien und durch die Gebirge von Süd-Arragonien und Nord-Valencia nach der Sierra Nevada, wo sie unter 37° den südwestlichsten Punkt erreicht. Weit entfernt von dieser Südgrenze liegt noch ein isolierter Kiefernbezirk, welcher die Gebirge der Krim und Teile von Kaukasien, Kleinasien und Persien umfasst. Die Westgrenze der Verbreitung geht von der Sierra Nevada durch die Gebirge von Avila und der Provinz Leon und setzt von hier nach Schottland und dem nordwestlichen Norwegen über. Innerhalb dieses grossen Bezirkes ist die Kiefer sehr ungleichmässig verteilt; hinsichtlich ihrer Verbreitung in Nord- und Mitteldeutschland haben die sehr sorgfältigen Untersuchungen von A. Dengler[1]) zu dem Ergebnis geführt, dass hier ihr natürliches Gebiet, auf welches sie nach der letzten Eiszeit von den übrigen neu einwandernden Holzarten, vor allem von der Buche, zurückgedrängt worden ist, in einen grossen geschlossenen Hauptkomplex im Osten und mehrere vorgeschobene Inseln im Westen zerfällt. Die Westgrenze des Hauptgebietes, in welchem die Kiefer zur Bildung reiner Bestände auf grossen Flächen neigt und sich zu einem hohen Grade von Vollkommenheit entwickelt, läuft etwa von Wismar südlich über Hagenow zur Elbe, folgt dann im wesentlichen dem Laufe dieses Stromes bis zur Mündung der Saale, um von dort auf deren östliches Ufer überzugehen, bei Rudolstadt überschreitet sie die Saale nach Westen, umfasst in zwei zungenartigen Ausbuchtungen den hohen Thüringer Wald auf seinen nördlichen und südlichen Vorbergen, und tritt zwischen Koburg und Sonneberg auf bayerisches Gebiet über. In den westlich vorgeschobenen inselartigen Verbreitungsgebieten ist das urwüchsige Vorkommen der Kiefer mehr oder minder sporadisch; das grösste dieser Gebiete liegt im nordwestdeutschen Tiefland etwa zwischen den Eckpunkten Harburg, Diepholz, Gifhorn, Helmstadt, Letzlinger Heide, Göhrde, ein zweites kleines am Harz um Wernigerode, eine dritte Insel zieht sich als schmales Band von Eisenach bis in die Nähe von Marburg durch das hessische Bergland, und die vierte nimmt die Niederung des Rhein- und Maintales zwischen Taunus und Odenwald ein. In Deutschland finden sich die ausgedehntesten und zugleich meist reinen Bestände in den sandigen Ebenen von Ost- und Westpreussen, Pommern, der Mark Brandenburg, Posen, Ober-Schlesien, der Provinz und des Königreiches Sachsen, bei Nürnberg, ferner auch im nordwestlichen Deutschland; im Süden des Gebietes bildet sie in den Gebirgen kleinere Wälder, in den sandigen Ebenen und Tälern auch grössere Waldungen (224). Denn die Kiefer ist vorzugsweise ein Baum der Ebene. Im Süden steigt sie in Spanien bis zu 2100 m Höhe in den Gebirgen hinauf, im Kaukasus in Krüppelform sogar bis 2743 m, die Baumgrenze bildend, in den Pyrenäen bis zu ca. 1600 m, in den Schweizer Alpen bis 1800 m, im Maximum im Wallis bis 1950 m, im Puschlav sogar bis 2200 m,[2]) im Engadin bis 1950 m, in den bayerischen Alpen bis 1600 m. Weiter nach Norden sinkt die obere Verbreitungsgrenze immer tiefer herab, in den Vogesen auf 1200 m, im Schwarzwald auf 1000 m, im Riesengebirge auf ca. 800 m, im südlichen Norwegen auf 940 m, im mittleren Norwegen auf 630 m und im Zentrum der Halbinsel Kola (96) auf

[1]) Untersuchungen über die natürlichen und künstlichen Verbreitungsgebiete einiger forstlich und pflanzengeographisch wichtigen Holzarten in Nord- und Mitteldeutschland. I. Die Horizontalverbreitung der Kiefer. Neudamm 1904.

[2]) Noch unveröffentlichte Mitteilung von H. Brockmann.

200—250 m; überall bleibt dabei die Kiefer hinter der Fichte bedeutend zurück und bildet in höheren Gebirgslagen keine geschlossenen Wälder mehr, sondern tritt meist nur horstweise oder vereinzelt auf (224).

Der „Kiefernheidewald" ist nach Drude (36) eine der vornehmsten Waldformationen der norddeutschen Niederung und erstreckt sich tief nach Süden auf den dürren sandigen Höhen zerstreut, meistens mit *Betula verrucosa* vereint; nur diese beiden anspruchslosesten Bäume können sich auf dem magern Boden erhalten. Der Mangel an reicherem Unterholz von Laubbüschen kennzeichnet den ausgeprägten Kiefernwald.

Die Bodenvegetation des Kiefernwaldes besteht wegen der Magerkeit und Trockenheit des Bodens, sowie wegen der reichlichen Durchlüftung und des Eindringens des Sonnenlichtes vorzugsweise aus Xerophyten, und wegen der Mineralarmut des Bodens besonders aus kieselholden Arten. Im geschlossenen Kiefernwald ist der Boden mit abgefallenen Nadeln bedeckt, zwischen denen sich der Beginn eines Moosüberzuges oder auch eine Moosdecke ausbildet und verschiedene Gräser und Kräuter nebst kleinen Sträuchern gedeihen. Bisweilen finden sich statt der Moose Strauchflechten, wie *Cetraria islandica* und *Cladonia*-Arten, zwischen denen im Norden *Calluna vulgaris*, *Linnaea borealis*, *Arctostaphylos Uva ursi*, *Pirola*-Arten, *Lycopodium clavatum* und *L. annotinum*, *Potentilla silvestris*, *Viola canina*, *Majanthemum bifolium* u. a. eingesprengt sind. In andern Fällen sind Wachholdersträucher, *Vaccinium Myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. Vitis Idaea*, *Calluna*, *Populus tremula* und *Empetrum nigrum* häufiger und höher (205). Als Begleitpflanzen der Kiefer in Norddeutschland führt F. Höck[1]) die folgenden an: *Thalictrum minus*, *Trifolium alpestre*, *T. montanum*, *Fragaria viridis*, *Potentilla opaca*, *Linnaea borealis*, *Campanula glomerata*, *Ledum palustre*, *Pirola uniflora*, *Cephalanthera rubra*, *Polygonatum officinale*, *Phleum Boehmeri*, *Koeleria glauca* — diese ostwärts bis nach Sibirien verbreitet; ferner *Pulsatilla pratensis*, *P. vernalis*, *Helianthemum Chamaecistus*, *Polygala comosa*, *Dianthus Carthusianorum*, *Silene Otites*, *Alsine viscosa*, *Coronilla varia*, *Ervum silvaticum*, *E. cassubicum*, *Peucedanum Oreoselinum*, *Scabiosa suaveolens*, *Chondrilla juncea*, *Hieracium echioides*, *Pirola chlorantha*, *Chimophila umbellata*, *Veronica spicata*, *Thesium ebracteatum*, *Euphorbia Cyparissias*, *Goodyera repens*, *Carex ericetorum*. Die Kiefernwälder des Wallis begleiten *Arctostaphylos Uva ursi*, *Astragalus exscapus*, *Achillea tomentosa*, *Viola arenaria*, *Adonis vernalis*, *Vicia Gerardi*, *Koeleria gracilis* (19).

Die Keimfähigkeit der Kiefernsamen beträgt (bei Handelsware) durchschnittlich 69 % und hält sich 3—4 Jahre. Aus nördlichen Ländern (Schweden) stammende Samen sollen[2]) sich von solchen mehr südlicher Abstammung durch höhere Keimungsenergie und grössere Keimfähigkeit unterscheiden, und auch aus höheren Lagen bezogene Samen keimten bei den Versuchen von Kienitz (36) schneller als die aus tieferen Lagen abstammenden. Nach den Untersuchungen von A. Bühler[3]) liefern grössere Samen im allgemeinen kräftigere Pflanzen. Die Keimung verläuft durchgehends etwas schneller als bei den Fichtensamen; das Temperaturminimum für die Keimung liegt bei 7° C, die meisten Samen keimen aber erst bei höheren Temperaturen, und zwar von 11° C ansteigend (36), eine Wärme von 17,5—20° C ist die für die Keimung günstigste Temperatur, während eine weitere, auch eine intermittierende Erwärmung dieselbe ungünstig beeinflusst.[4]) Bedeckung der

[1]) Berichte d. Deutschen Bot. Ges. Bd. 11, 1893, S. 242—248.

[2]) Petermann, A., nach Bot. Jahresber. Bd. 5. 1877. S. 880.

[3]) Mitteil. d. Schweizerischen Centralanst. f. d. forstl. Versuchswesen, Bd. 1, 1891, S. 87.

[4]) Jaschnow, L., nach Bot. Jahresber. Bd. 13. Abt. 1. 1885. S. 20. — Kinzel, W., in Landwirtsch. Vers.-Stationen. Bd. 54. 1900. S. 134.

Samen mit Humusboden wirkt günstig auf die Keimung, die vorteilhafteste Tiefe der Bedeckung ist 10—15 mm (Bühler a. a. O.). Der Keimungsvorgang selbst (Fig. 86) verläuft in der Hauptsache wie bei der Tanne und Fichte; die im Boden abwärts wachsende Keimwurzel ist von einer lockern Hülle umgeben, welche als mächtig entwickelte Wurzelhaube die Wurzelspitze überzieht und an ihrem oberen Ende mit den Resten des Embryosackes zusammenhängt; sie sowohl, wie die oberflächlichen Schichten der Wurzel selbst, zerreissen in Längsfäden, welche eine schleimige Beschaffenheit annehmen und an Stelle der mangelnden Wurzelhaare die Befestigung der Wurzel an die Erdpartikel besorgen (**101**). Durch Streckung des Hypokotyls werden die Kotyledonen, einer nach dem andern, aus den Resten des von der gespaltenen Samenschale umgebenen Nährgewebes herausgezogen und treten über den Boden hervor; so lange sie noch im Nährgewebe stecken, ist ihre Epidermis zartwandig, um den Eintritt der Nährstoffe zu gestatten. Auch an der keimenden Kiefer ergrünen in der Regel, nach Wiesner[1]) mit Ausnahme von 5 % etioliert bleibenden, die Kotyledonen und das Hypokotyl, wenn die Keimung im Finstern erfolgt. Unter günstigen Verhältnissen erscheint die Keimpflanze (Fig. 87) schon nach 14 Tagen, sonst 3—6 Wochen nach der Aussaat über dem Boden, das Hypokotyl ist oft rot überlaufen, die quirlförmig gestellten 4—7, meist 6 Kotyledonen sind bis 20 mm lang, glatt, von linealischer Gestalt, säbelförmig aufwärts gebogen, dreikantig (**186**). Ihre Epidermiszellen sind zartwandig, die Spaltöffnungen auf den beiden inneren Flächen gleichmässig verteilt, in Vertiefungen eingesenkt, aber ohne Wachsüberzug, sodass die Kotyledonen eine rein grüne Farbe zeigen; auf der Aussenseite der Kotyledonen fehlen die Spaltöffnungen. Ein Hypoderm ist nicht vorhanden, das Assimilationsgewebe aus gleichartigen, zartwandigen, rundlichen Parenchymzellen gebildet; in der Achse verläuft, von einem farblosen Transfusionsgewebe umgeben, ein einfaches Gefässbündel, dessen Holzteil gegen die Kante der inneren oder oberen Seite des Kotyledon gewendet ist. Harzkanäle sind in den Kotyledonen nicht vorhanden. (K.)

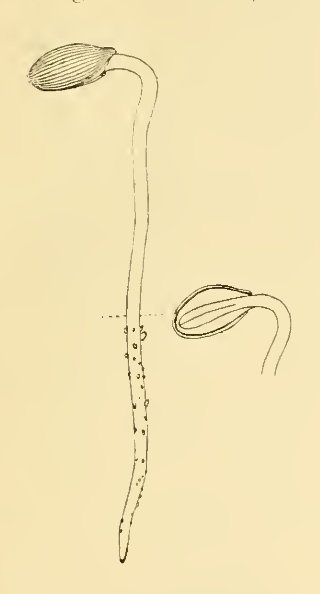


Fig. 86. *Pinus silvestris.* Keimung. Links junge Keimpflanze, deren Kotyledonen noch im Nährgewebe und in der Samenschale stecken; rechts Durchschnitt durch den oberen Teil derselben. 3:1. (Orig. K.)



Fig. 87. *Pinus silvestris.* Keimling, unmittelbar nach Abfallen der Samenschale von den Kotyledonen. 1:1. (Orig. K.)

Die Keimwurzel, an der erst spät und spärlich Wurzelhaare aus den Zellen der nach der Häutung blossgelegten Rindenschicht gebildet werden, zeigt ein lebhaftes Wachstum und entwickelt sich schon im ersten Jahre zu einer mit reichlichen Verzweigungen versehenen Pfahlwurzel von 15—20 cm Länge und

[1]) Wiesner, J. Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze. Wien 1877.

darüber; von ihr zweigen namentlich in der Nähe des Wurzelhalses kräftige Seitenwurzeln ab. Auch im folgenden Jahre überwiegt in der Gesamtentwickelung der Pflanze das Wurzelwachstum und deshalb hält sie sich auf leicht und tief austrocknenden Böden besser als alle andern Holzarten (29a). An 6 Monate alten Pflanzen stellte Nobbe (57) die Anzahl aller Wurzelfasern auf 3135, ihre Gesamtlänge auf 11 988 mm und ihre gesamte Oberfläche auf ein Quadrat von 123,23 mm Seite fest (vgl. S. 82 u. 111); das Vorherrschen der unterirdischen Entwicklung geht daraus hervor, dass sich die Oberfläche aller Wurzeln zur Oberfläche aller oberirdischen Organe wie 477 : 100 verhielt. Die Abhängigkeit der Wurzelentwicklung von der Beschaffenheit des Bodens gibt sich in Versuchen von Ter-Sarkisow[1]) zu erkennen, bei denen an 4 Monate alten, in Töpfen gezogenen Sämlingen beobachtet wurde:

	die Zahl	die Länge der Wurzeln
in Sandboden	363	713 mm
„ Lehmboden	181	420 „
„ Humusboden	54	179 „

Ferner zeigte F. Schwarz[2]), dass die Ausbildung des Wurzelsystemes, sowie sein Verhältnis zu den oberirdischen Teilen der jungen Pflanze auf Sandboden in hohem Masse durch dessen Wasser- und Nährstoffgehalt beeinflusst wird. Die weiter unten besprochene Mykorrhizenbildung tritt bereits an den Wurzeln von einige Monate alten Keimpflanzen auf.



Fig. 88. *Pinus silvestris.* 2 Jahre alte Pflanze, mit den (kurzen) Primärnadeln und den (langen) Kurztriebnadeln. 1:1. (Orig. Braun).

Der Keimstengel wird im 1. Jahre selten über 5 cm, nur unter sehr günstigen Verhältnissen 8 bis 10 cm hoch; schwache Pflanzen bilden im 1. Jahre über den Kotyledonen nur eine von Schuppen eingehüllte Winterknospe, stärkere bringen vorher noch eine Anzahl von einzeln stehenden, spiralig angeordneten, spitzen Primärblättern von linealischer Gestalt hervor, welche unterseits etwas gewölbt und an den Rändern fein gezähnelt sind (29a). In ihrem anatomischen Bau unterscheiden sie sich von den definitiven Nadeln dadurch, dass sie an den Rändern Haare tragen, die Hypodermfasern unter der zarter gebauten Epidermis fast vollständig fehlen und das im Innern liegende Gefässbündel einfach ist (13); sie enthalten 2 Harzkanäle, welche in der Nähe der beiden Ränder an der Blattunterseite verlaufen, und an denen oft die später stets vorhandenen Skleren-

[1]) Botan. Jahresbericht. Bd. 11. Abt. 1. 1883. S. 49.

[2]) Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. Bd. 24. 1892. S. 88—98.

chymscheiden fehlen (76). Im 2. Jahre trägt die junge Pflanze wiederum zunächst Primärblätter, die nun aber allmählich in kurze, dreieckige, braune Schuppenblätter übergehen; in den Achseln der 8—21 untersten dieser Blätter werden noch keine Knospen angelegt[1]), die folgenden tragen Achselknospen, welche sich zu den mit Nadelpaaren besetzten Kurztrieben entwickeln (Fig. 88). Die Kotyledonen sterben im ersten Winter ab und hängen bis zum nächsten Frühjahr an der einjährigen Pflanze; im 2. Jahr bildet der Stengel, der jetzt in der Regel eine Länge von 13—17 cm erreicht, neben seiner Endknospe noch 2—3 Quirlknospen, welche sich im nächsten Jahre zu Seitentrieben entwickeln (**186**). Vom 3. Lebensjahre an sind die Langtriebe nur noch mit schuppenförmigen Blattorganen besetzt, die, soweit sie dem Stengel angewachsen, von grüner Farbe, an der Spitze jedoch häutig und braun sind; sie gehen aus Laubblattanlagen hervor und stehen in 13/34-Stellung. Die herablaufende Basis der Schuppen bildet an der Achse einen Längswulst von Rindengewebe, das sog. Blattkissen; der obere freie Teil vertrocknet frühzeitig und fällt ab. In den Achseln dieser Schuppen entstehen die 2nadeligen Kurztriebe, die an allen älteren Achsenteilen allein die normale Benadelung darstellen.

An der einjährigen Pflanze werden oberhalb der Kotyledonen, öfters auch in den Achseln von Primärblättern, Knospen angelegt, welche sich noch vor dem ersten Herbst entwickeln können, dann aber in der Regel kümmerlich bleiben und nur Primärblätter tragen; bloss wenn der Hauptstengel verletzt worden ist, zeigen diese Seitensprossen ein kräftiges Wachstum und tragen gelegentlich auch Kurztriebe mit 3—5 Nadeln (**150**).

Das wichtigste Lebensbedürfnis der jungen Pflanzen ist reichliche Belichtung und um zum Lichtgenuss zu gelangen, ist die Kiefer in der Jugend mit einem sehr bedeutenden Wachstumsvermögen ausgestattet, dergestalt, dass sie auf den besten Standorten im Alter von 5 Jahren durchschnittlich eine Höhe von 0,8—1,1 m und im Alter von 10 Jahren eine solche von 2,2—2,6 m aufzuweisen pflegt (81). Nach Ph. Flury[2]) vollzieht sich das Jugendwachstum der Kiefer (auf Tonboden) folgendermassen:

Alter	Durchschnittliche Höhe in cm bei grossen	mittelgrossen	kleinen Pflanzen
1 Jahr	4	3	2
2 „	9	7	5
3 „	21	18	10
4 „	41	34	20
5 „	63	54	37
6 „	150	122	86

Die erwachsene Pflanze besitzt eine Hauptwurzel, welche in geeignetem Boden sich zu einer tiefgehenden Pfahlwurzel ausbildet und zahlreiche, teils schief in den Boden eindringende, teils oberflächlich verlaufende Seitenwurzeln hervorbringt. Auf felsigem Grunde dagegen wird die Hauptwurzel missbildet und verkümmert. Deshalb hat der Baum in der Ebene eine grosse Standfestigkeit, wird aber auf felsigem Standort verhältnismässig leicht vom Wind geworfen.[3]) Übrigens zeigt die Wurzel eine grosse Anpassungsfähigkeit an verschiedene Bodenverhältnisse, und hierauf beruht zum Teil das Vermögen der Kiefer, auch auf ihr weniger zusagenden Bodenarten noch ihr Fortkommen zu

[1]) Hofmeister, W. Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868. S. 430. — Menge nach Bot. Jahresbericht. Bd. 6. Abt. 2. 1878. S. 5.

[2]) Mitteil. d. Schweizer. Centralanstalt f. d. forstl. Versuchswesen. Bd. 4, 1895, S. 189.

[3]) Bernhardt, A., in Centralblatt für d. ges. Forstwesen. Bd. 4. 1878. S. 29.

finden (30). Die Wurzeln sind nach Van Tieghem[1]) diarch und bilden zwischen den beiden primären Holzplatten sekundäres Primärholz aus: die Nebenwurzeln werden in 4 Längsreihen angelegt. An den jüngeren Wurzeln kann man Lang- und Kurzwurzeln unterscheiden, letztere sitzen in kleinen, oft an Sträusschen erinnernden Gruppen seitlich an den Langwurzeln. Jedes Sträusschen ist durch einmalige oder mehrmals wiederholte gabelige Verzweigung einer einfachen Kurzwurzel entstanden (8). Das Wurzelwachstum geht nach Engler (19) in der Weise vor sich, dass es im Frühjahr beginnt, ehe die oberirdischen Triebe sich entwickeln, im Frühsommer die grösste Intensität erreicht, im August und September bedeutend nachlässt und sich im Herbst wieder etwas steigert, um etwa zu Ende Oktober aufzuhören; die Angabe von Brace,[2]) wonach während des ganzen Winters Wurzeln entwickelt werden, dürfte sonach nur für besonders milde Winter (in England) gelten. Das Wurzelwachstum im Herbst betrug 21,9 % des sommerlichen; das absolute Maximum des Wachstumes in 1 Tag war (am 1. Juli) 10 mm, das mittlere Maximum aller gemessenen Wurzeln 6 mm. Bei Bodentemperaturen von etwa 5—6° C liegt das Minimum für das Wurzelwachstum. Im Spätherbst und Winter tritt dunkle Bräunung der Lang- und Kurzwurzeln ein, nur ihre Spitzen behalten eine hellere Farbe (19). Die Kurzwurzeln sind häufig haarlos und zu Mykorrhizen umgebildet, nicht selten aber auch mit Wurzelhaaren versehen. Das Vorkommen der Mykorrhizen (Fig. 89) ist bei der Kiefer weniger allgemein, als bei der Fichte und namentlich der Tanne, indessen widersprechen sich die Beobachtungen darüber, ob die Verpilzung der Wurzeln an bestimmte Bodenarten oder Bodennährstoffe gebunden sei. Frank, der die Mykorrhizen der Kiefer, welche schon von Th. Hartig (29 a) beobachtet worden sind, zuerst richtig erkannte, war geneigt, sie als allverbreitet und ihr Vorhandensein als ein wichtiges Moment unter den Lebens- und Kulturbedingungen für die Kiefer anzusehen.[3]) Stahl (181) ist zu der Ansicht gekommen, dass die Kiefer bei ihrer weitgehenden Wurzelverzweigung der Unterstützung der Mykorrhizen zur Wasseraufnahme in geringerem Masse bedarf und sie auf humusarmem Boden entbehren kann, und Moeller[4]) drückt sich noch bestimmter dahin aus, dass die (ektotrophe) Mykorrhiza an 1- und 2jährigen Kiefern in reinem Humus gar nicht, in reinem humusfreien Sande immer zur Ausbildung komme. Dagegen fand v. Tubeuf[5]) die Verpilzung der Kiefernwurzeln auf Moorboden, im Waldhumus, auf nährstoffreichen Lehm- und gedüngten Ackerböden, Engler (19) gibt an, die Wurzeln in dem humusarmen Boden seines Versuchsgartens meist in Mykorrhizen umgebildet gefunden zu haben und P. E. Müller[6]) hat solche auf den verschiedensten Böden, sowohl auf mageren Sandböden, wie auf sandigem Lehm mit vorzüglich zersetztem Humus, gefunden: er ist zu der Anschauung gelangt, dass ihre Entwicklung ganz unabhängig vom Humusgehalt des Bodens sei. So steht bis jetzt nur fest, dass die Kiefer zu den fakultativ symbiotrophen Bäumen gehört, ohne dass sich über die Bedingungen der Mykorrhizenbildung noch etwas endgiltiges angeben liesse. Bei der Kiefer sind Mykorrhizen von zweierlei Form vorhanden: 1. traubig verzweigte, wie sie auch bei den Fichten und Tannen vorkommen, und die abgesehen von ihrer kürzeren und dickeren Gestalt im Aussehen mit den unverpilzten Wurzeln übereinstimmen; sie sind immer ektotroph; 2. dichotomisch verzweigte, deren Ver-

[1]) Bulletin de la Soc. Bot. de France. T. IX., 1887, p. 11 u. p. 101.

[2]) Bot. Jahresb. Bd. 14. Abt. 1. 1886. S. 664.

[3]) Berichte der deutschen Bot. Gesellsch. Bd. 10. 1892. S. 577—583.

[4]) Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. Bd. 34. 1902. S. 197. Bd. 35. 1903. S. 257 u. 321.

[5]) Naturwissensch. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtschaft. Bd. 1. 1903. S. 67—82.

[6]) Ebenda, S. 289.

zweigungen dicht gedrängt stehen und kurz sind, sodass sie sich zu büscheligen oder knotenförmigen Gebilden entwickeln. Diese gabeligen Mykorrhizen (Fig. 89) sind den Kiefern eigentümlich, treten an dem jüngsten Abschnitt von Langwurzeln hervor und werden dort 3—5 mm lang; später, wenn im Vorsommer oder Herbst ein neues Stück an der Langwurzel zugewachsen ist, vertrocknen sie meistens und fallen ab. Doch können oft auch einzelne dieser Mykorrhizen-Büschel ein weiteres Wachstum zeigen, indem sie neue Gabelverzweigungen treiben und zuletzt hexenbesenartige Klumpen von 1 bis mehreren cm Durchmesser bilden. Die gabeligen Mykorrhizen werden zwar an ihrer Aussenseite ebenfalls von einem, oft sehr dünnen Pilzgewebe umscheidet, von dem in humusreichem Substrat reichliche Hyphenbüschel ausstrahlen, aber sie zeigen auch ein endotrophes Mycel und scheinen andern Bedingungen ihre Existenz zu verdanken, als die traubigen Pilzwurzeln. Beide Formen können neben einander vorkommen, oder jede kann auf einem Wurzelzweig vorherrschen; auch sind Übergänge oder

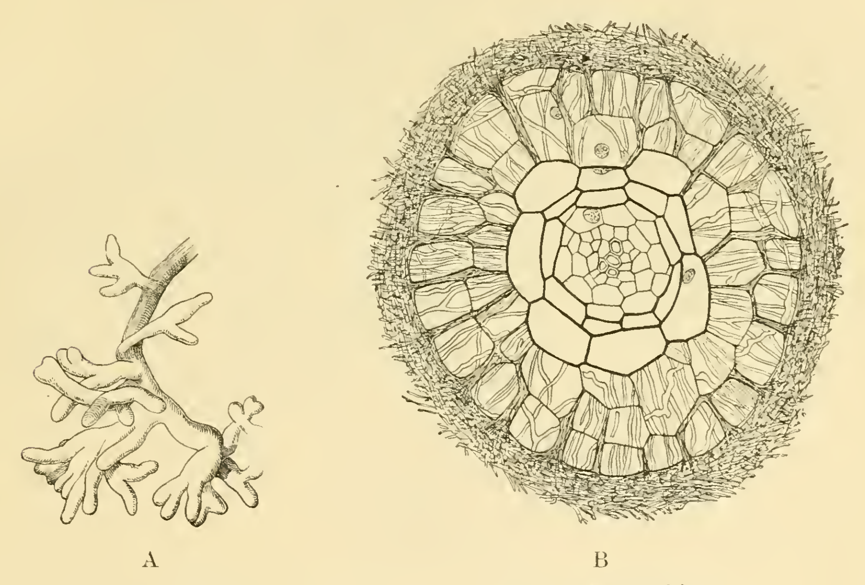


Fig. 89. *Pinus silvestris.* Dichotome Mykorrhiza.
A junge gabelig verzweigte Mykorrhiza. 8 : 1. B Querschnitt durch ein junges Ende derselben, mit ektotrophen und entotrophen Pilzhyphen. 185 : 1. (Orig. K.)

Mischformen zwischen ihnen beobachtet worden. Nach den Beobachtungen von P. E. Müller (a. a. O.) ist es wahrscheinlich geworden, dass man in den gabeligen Mykorrhizen ähnliche Bildungen zu sehen hat, wie in den Wurzelknöllchen von *Alnus*, *Myrica* und der *Elaeagnaceen*, und dass ihnen eine ähnliche Fähigkeit zur Verwertung des freien Stickstoffes zukommt, wie diesen und den Leguminosenknöllchen.

Die Verzweigung des Stammes und seiner Seitenzweige ist während der ganzen Jugendzeit der Kiefer streng monopodial und führt zunächst zur Ausbildung eines sehr regelmässigen monokormischen Sprossensystemes, welches lediglich von den Langtrieben zusammengesetzt wird. Während die Seitensprosse derselben sich mit seltenen Ausnahmen nur zu den später zu besprechenden Kurztrieben entwickeln, ist die Endknospe des Jahrestriebes und die sie umgebenden Wirtelknospen kräftig ausgebildet. Wenn sie im Frühjahr austreiben, so richten sich nicht nur die Gipfeltriebe des Hauptstammes und der Äste, sondern auch

alle Seitentriebe infolge eines stark ausgeprägten negativen Geotropismus steif senkrecht aufwärts, und es gewinnt zu dieser Zeit der Baum ein ganz eigenartiges Aussehen, weil nun alle seine Verzweigungen von den wie auf Armleuchtern stehenden Triebgruppen gekrönt sind. Diese Richtung behalten die Sprosse ungefähr während der Zeit ihres energischen Längenwachstumes, nachher fangen die Seitentriebe an, sich vom Gipfeltrieb hinwegzubiegen und auch die Gipfeltriebe der Zweige neigen sich langsam nach aussen; dieses Abwärtssinken der Triebe ist eine Folge ihres eigenen Gewichtes und wird dadurch unterstützt, dass die Holzelemente auf der Zweigoberseite ein stärkeres Längenwachstum zeigen als auf der Unterseite (7). Bei Zerstörung des Gipfeltriebes richtet sich



Fig. 90. *Pinus silvestris.* Eine ca. 100jährige „Verbisskiefer“, durch wiederholtes Verbeissen von Kleinvieh niedrig gehalten, zahlreiche Ersatztriebe bildend und sehr enge Jahresringe zeigend. (Von Campascio im Puschlav, ca. 1040 m ü. M., leg. H. Brockmann. Orig.-Phot. Sch.)

zu dessen Ersatz einer der obersten Wirteläste auf (222), oder es kann auch einer der 2nadeligen Kurztriebe unter plötzlicher Steigerung seines Dickenwachstumes zu einem senkrecht aufgerichteten Langtrieb sich entwickeln.[1]) Nach Überschreitung des Höhenpunktes im Längenwachstum tritt an Stelle der monokormischen allmählich eine polykormische Gestaltung innerhalb der Baumkrone ein, indem Seitensprosse, auch solche, welche vor dieser Zeit bereits vorhanden waren, eben so stark oder selbst stärker wachsen, als die Hauptachse, sodass diese nun mehr oder weniger zurücktritt. An diesen starken Ästen gehen nun-

[1]) Hofmeister, W. Allgem. Morphologie. S. 606.

mehr die basalen Seitenglieder zu Grunde, während bei der vorausgegangenen monokormischen Entwickelungsweise das Absterben der unteren beschatteten Zweige von der Spitze her erfolgte. Die das eigentliche Gerüst der Krone bildenden Äste behalten diese monopodiale Verzweigungsart immer bei, an denjenigen Trieben dagegen, welche die Peripherie einnehmen, beobachtet man die Bildung sympodialer Verzweigungssysteme, da die Triebspitzen absterben und Seitenglieder die Wachstumsrichtung der Mutterachse aufnehmen (7). Auf diese Weise bildet sich unter Absterben der lichtbedürftigen unteren Seitenäste der Stamm, dessen Astwunden bis zu einer Höhe von 6—9 m später vollständig verwachsen, mit seiner anfangs pyramidalen, später kuppelförmigen, bisweilen pinienartig schirmförmigen, lichten Krone aus.

Gegenüber modifizierenden äusseren Einflüssen ist die Kiefer im ganzen weniger plastisch, als die Fichte. Immerhin reagiert sie z. B. auf das Verbeissen ganz ähnlich (Fig. 90). Nach Fankhauser[1]) bilden sich die Ersatzknospen nur am äussersten Ende der Triebe, aber stets sehr reichlich; an der Spitze der verbissenen Zweige oder 3—4 cm unterhalb derselben entwickeln sich an kräftigen Trieben oft aus 10—12 Nadelbüscheln Knospen, aus den unteren einzelne, aus den oberen meistens je 3—4. Bei neuem Verbeissen wiederholt sich derselbe Vorgang, jedoch werden die Zweige immer schwächer, und die Nadeln (oft zu mehr als zweien in einer Scheide) immer kürzer. Junge Pflanzen, die alle Jahre abgeweidet werden, bekommen bald dieselbe stumpf-kegelförmige Gestalt, wie die verbissenen Fichten, und verhalten sich auch später wie diese.

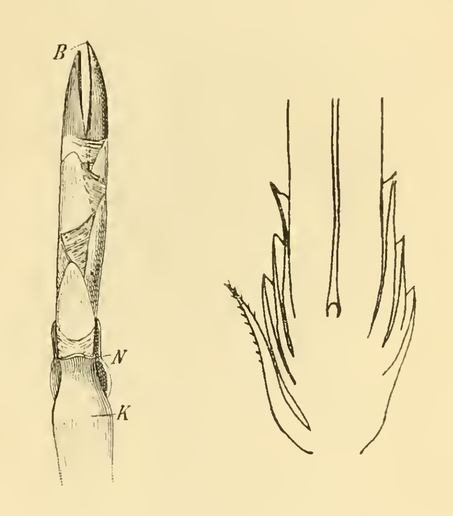


Fig 91. *Pinus silvestris.* Kurztrieb. Links die 2 jungen, noch kurzen Nadeln B, umgeben von den Schuppen der Kurztriebscheide; N Narbe des Tragblattes des Kurztriebes, K dessen Blattkissen. 4 : 1. (Orig. K). Rechts Längsschnitt durch den unteren Teil des Kurztriebes mit seiner Tragschuppe und der Scheide, zwischen den beiden Nadeln das reduzierte Knöspchen. 8 : 1. (Nach Willkomm).

Eine Standortsform ist auch die krüppelhaft entwickelte Moorkiefer, die kaum 4—6 m hoch wird, einen krummen Stamm und eine lockere Krone hat[2]).

In den Achseln der an den Langtrieben in 5/13-Stellung stehenden Schuppenblätter entstehen mit Ausnahme der durchschnittlich 11 untersten jedes Jahrestriebes die Kurztriebe, welche sich bereits im Frühling desselben Jahres entfalten (Fig. 91). Sie beginnen mit 10 einander sehr genäherten schuppenförmigen Niederblättern, von denen die zwei ersten rechts und links von der Tragschuppe, die zwei folgenden vorn und hinten stehen. Die untersten sind braun mit häutigem Rande, die folgenden werden immer länger und ihr Rand breitet sich, besonders beim 4.—6., zu einer Scheide aus, die weiter folgenden sind wieder schmal, langgezogen und ganz dünnhäutig. Auf diese Niederblätter folgen endlich 2 in der Knospenlage flach aufeinander liegende grüne Nadeln, zwischen denen als Ende des Kurztriebes ein winziger, bald absterbender Vegetationskegel vorhanden ist (222). Die ganze Assimilationstätigkeit, soweit sie von den Blättern besorgt

[1]) Vgl. S. 90. Anm. 2).

[2]) Abbildung s. bei L. Klein. Die botanischen Naturdenkmäler des Grossh. Baden und ihre Erhaltung. Karlsruhe 1904. Fig. 21.

wird, ist also an der Folgeform der Kiefer auf die Kurztriebe übergegangen, während bei den Tannen und Fichten die Langtriebe allein, bei der Lärche Lang- und Kurztriebe mit Assimilationsblättern ausgestattet sind. Die Folge des stockwerkartigen Aufbaues der Hauptsprosse und der wirteligen Anordnung der Seitenzweige, im Verein mit der Beschränkung der Kurztriebe auf die oberen Teile der Sprosse ist ein immer weiteres Abrücken der Äste höherer Ordnung vom Hauptstamm und die Verteilung der Assimilationsorgane an der Peripherie, wo sie die günstigsten Beleuchtungsverhältnisse finden (55). Die Assimilationsenergie der Kiefernadeln übertrifft nach den Untersuchungen von N. J. C. Müller[1]) die der Fichtennadeln, auf gleiche Blattflächen bezogen, in dem Verhältnis von 122 : 100. Unter Umständen, z. B. bei starker Entblätterung durch Insektenfrass, kann das zwischen den Nadeln sitzende Knöspchen austreiben und der entstehende „Scheidentrieb" entweder nur Primärblätter (**224**) oder in deren Achseln auch Kurztriebe tragen[2]) (Fig. 92); auch die Schuppenblätter der Langtriebe und der Kurztriebscheide können nach Beschädigungen ergrünen und sich zu assimilierenden Organen umbilden.[3]) Die von den Niederblättern gebildete silberglänzende Hülle umgibt die Nadeln bei deren Hervortreten aus der Knospe allseitig und schützt sie gegen den ungünstigen Einfluss niederer Frühlingstemperaturen, sie wächst mit den Nadeln empor und wird von ihnen schliesslich an der Spitze durchbrochen, worauf sie zusammensinkt, sich bräunlich färbt und unter Zurücklassung von Narben an dem höckerförmigen Achsenteil des Kurztriebes abfällt (**59**). In der Regel entwickeln die Langtriebe unterhalb ihres Gipfels keine Langtriebknospen, sodass der Kiefer die bei Tanne und Fichte vorhandenen Kleinzweige fehlen; nur an 7—10jährigen, auf üppigem Boden wachsenden Pflanzen entstehen in der Achsel der Niederblätter oft noch Langtriebknospen, von denen die zur Entwicklung kommenden die Zahl der Quirltriebe vermehren (**150**).



Fig. 92. *Pinus silvestris.* Umwandlung von Kurztrieben in Langtriebe infolge von Zerstörung des Haupttriebes; die 6 langen und breiten Nadeln gehören 3 ursprünglichen Kurztrieben an, zwischen ihnen sind die 2jährigen Langtriebe sichtbar, welche aus den Achsen der Kurztriebe hervorgegangen sind. 1:1. (Orig. L. Schröter).



Fig. 93. *Pinus silvestris.* Kurztrieb mit 2 Nadeln, am Grunde mit der verschrumpften Scheide und dem Rest der Tragschuppe. 1:1. (Orig. K.)

Die Blattoberfläche der grünen Nadeln wird (in Giessen) durchschnittlich

[1]) Botanische Untersuchungen. Heidelberg 1873. S. 373.

[2]) Borthwick nach Botan. Jahresbericht. Bd. 28. Abt. 2. 1900. S. 154.

[3]) W. Zang, Die Anatomie der Kiefernadel. Dissert. Giessen 1904.

am 28. Mai sichtbar. Das Wachstum derselben geht anfänglich langsamer vor sich, als dasjenige der zugehörigen Langtriebe; an den letzteren erreicht die Streckung meistens Mitte Juli ihr Ende, die der Nadeln hält noch länger an, wird aber ebenfalls im ersten Jahre abgeschlossen. Nur eine spätere Verdickung der Nadeln findet dadurch statt, dass sich von Jahr zu Jahr die Elemente des Gefässbündels[1]) im Bastteil bedeutend, im Holzteil sehr wenig vermehren (47). Gewöhnlich endet jeder Kurztrieb mit 2 Nadeln (Fig. 93), selten sind ihrer 3, noch seltener 4 oder 5 vorhanden (40). Im ausgewachsenen Zustand sind die Nadeln linealisch, steif und spitz, oft etwas gekrümmt, mit flacher Oberseite und konvex gewölbter Unterseite, also im Querschnitt fast halbkreisförmig; sie sind glatt, nur an den beiden Rändern durch sehr kleine Sägezähnchen etwas rauh, oberseits meergrün, unterseits dunkelgrün gefärbt. Ihre Breite beträgt meistens etwa $1^1/_2$ mm, an kräftigen Haupttrieben auch bis zu $2^1/_2$ mm; verhältnismässig sehr breit sind die Nadeln der var. *engadinensis* Heer. Die Nadellänge ist sehr wechselnd, meistens 4—5 cm, doch kann sie bis zu 1 cm sinken und bis zu 10 cm steigen; nach Meissner (47) nimmt sie an den Trieben eine Zeit lang von Jahr zu Jahr zu, um nachher abzunehmen und später wieder anzuwachsen, ohne dass ein Zusammenhang zwischen der Länge der Triebe und der der Nadeln vorhanden wäre; an den Haupt- und Seitentrieben gleichen Alters erfolgt das Zu- und Abnehmen der Nadellänge gleichsinnig, doch sind die Nadeln des Haupttriebes gewöhnlich länger als die an den Seitentrieben erster Ordnung, diese wieder länger als die an den Seitentrieben zweiter Ordnung stehenden. Auch korrelative Einwirkungen beeinflussen die Nadellänge: so kommt es vor, dass bei „Zapfensucht“, d. h. bei einer abnormen Produktion zahlreicher, dicht gedrängter Zapfen die Nadeln des folgenden Jahrestriebes ganz kurz bleiben (Fig. 94). In ihrem Längsverlauf zeigen die Nadeln eine steile spiralige Drehung von $^1/_2$—1 Umgang; sie werden deshalb von Kerner (95) zu den Schraubenblättern gerechnet, deren



Fig. 94. *Pinus silvestris.*
Zweig mit Zapfensucht, d. h. abnorm reicher Produktion von Zapfen. Die Länge der Nadeln unterhalb der Zapfen, vor der Hervorbringung dieser, beträgt 35—40 mm, am folgenden Jahrestrieb, wohl infolge der Erschöpfung durch die Zapfenbildung, sind die Nadeln nur 10—15 mm lang. 3:4 (Orig.-Phot. Sch.)

[1]) Vergl. auch J. Oleskow nach Botan. Jahresbericht. Bd. 12. Abt. 1. 1884. S. 324

Fig. 95. *Pinus silvestris.* Querschnitt durch eine Nadel.

E Epidermis, S Spaltöffnungen, Hy Hypoderm, A Armpalissadengewebe, H Harzkanäle, L Ableitungsgewebe, T Transfusionsgewebe, G Gefässbündel. 125 : 1. (Orig. Braun).

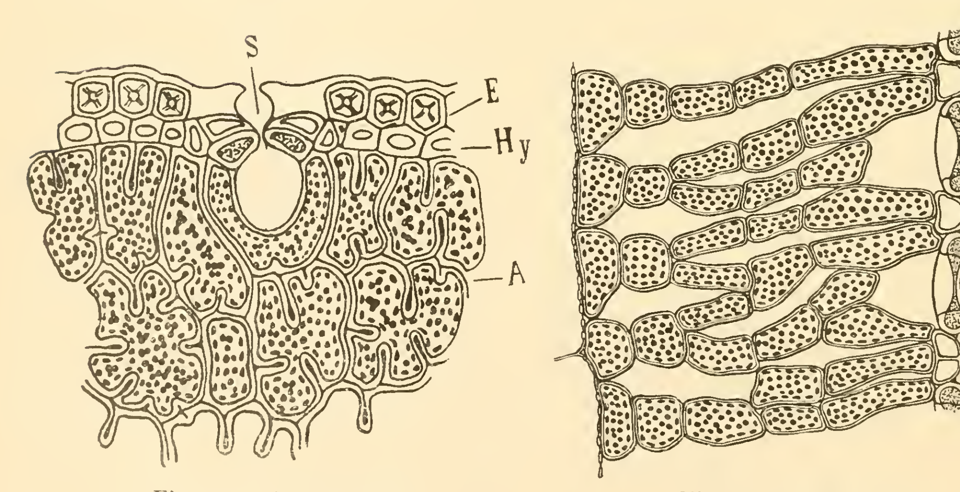


Fig. 96. *Pinus silvestris.*
Querschnitt durch eine Spaltöffnung einer Nadel, mit dem umgebenden Haut- und Assimilationsgewebe.
Bedeutung der Buchstaben wie in Fig. 95. 450 : 1.
(Orig. Braun.)

Fig. 97. *Pinus silvestris.*
Längsschnitt durch das Assimilationsgewebe der Nadel, das grüne Assimilationsparenchym in Platten auseinandergehoben.
S S Spaltöffnungen mit je einer Schliesszelle. 230 : 1.
(Orig. K.)

Biegungsfestigkeit durch die Drehung erhöht wird. Bei hochnordischen und hochalpinen Formen der Kiefer (var. *lapponica* Fr. und *engadinensis* Heer) sind die mit breiten Nadeln versehenen Kurztriebe an den Spitzen der kurz bleibenden Langtriebe fast quirlig gehäuft, deshalb die unteren Zweigteile nach dem Abwerfen der dort produzierten männlichen Blüten fast kahl (96).

An den aufwärts strebenden Zweigen stehen die Nadeln des Jahrestriebes schräg nach oben gerichtet, während die älteren Nadeln an den Zweigunterseiten schräg nach abwärts und auswärts gestellt sind; sie leiten das auf den Zweigenden herablaufende Regenwasser auf das Nadelwerk tieferer Äste und endlich gegen den Umfang der Krone, von wo es als peripherische Traufe den Saugwurzeln im Boden zukommt (95).

Entsprechend ihrer allseitigen Orientierung im Raume zeigen die Nadeln einen radiären Bau, der deutlich auf die xerophile Natur der Kiefer hinweist (Fig. 95). Die aus langgestreckten, verholzten und allseitig fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickten Zellen bestehende Epidermis nebst dem darunter liegenden verholzten, aber im ganzen schwach verdickten Hypoderm ist geeignet, den Nadeln die nötige Festigkeit, sowie Schutz gegen die niederen Temperaturen des Winters und gegen zu starke Transpiration zu gewähren. Die Spaltöffnungen (Fig. 96) sind allseitig verteilt und liegen am Grunde von Grübchen, welche von den angrenzenden Epidermiszellen gebildet und von feinen Wachskörnchen ausgefüllt werden, eine Einrichtung, durch die im Verein mit der geringen Oberfläche der Nadeln noch weiter eine Herabsetzung der Transpirationsgrösse erzielt wird. Die wegen dieses Wachsüberzuges weiss erscheinenden Spaltöffnungen sind auf beiden Blattseiten in Längsreihen angeordnet, welche durch grüne, spaltöffnungslose Streifen von einander getrennt sind (Fig. 98); von der verhältnismässig grösseren Zahl der Spaltöffnungsstreifen rührt die bläulichgrüne Farbe der Nadeloberseite her,[1]) die durch einen diffusen Wachsüberzug zwischen den Spaltöffnungen noch verstärkt wird. Das unter dem Hypoderm liegende Assimilationsgewebe ist als Armpalissadenparenchym entwickelt und besteht aus polygonal-tafelförmigen, mit lufthaltigen Unterbrechungen übereinander geschichteten Zellen (Fig. 97), deren Wand mit einspringenden Membranfalten ausgerüstet ist, welche in den peripherischen Zellen senkrecht zur Blattoberfläche gestellt sind (61). In diesem Assimilationsgewebe sind in ziemlich regelmässigen Abständen 7—18 der Länge nach das Blatt durchziehende Harzkanäle eingebettet, von denen die beiden an den Kanten verlaufenden nach Corry[2]) zuerst angelegt

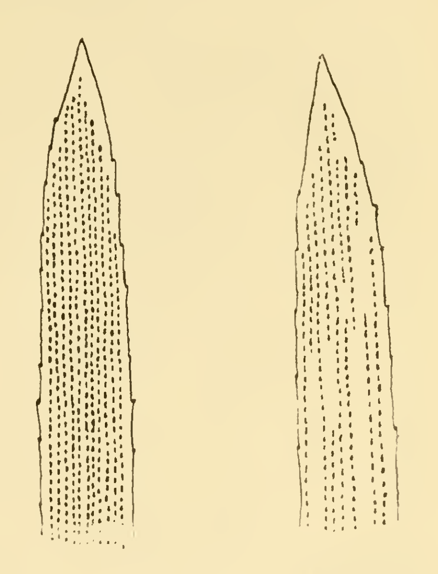


Fig. 98. *Pinus silvestris.* Nadelspitze. Links von der Oberseite, mit dichten ununterbrochenen Spaltöffnungsreihen, rechts von der Unterseite, mit weniger dichten unterbrochenen Spaltöffnungsreihen. 10:1. (Orig. K.)

[1]) Die gegenteilige Angabe von A. Weiss (Jahrbücher für wissensch. Botanik. Bd. 4. 1865/66, S. 182), wonach auf 1 qmm der Blattoberseite 50, der Blattunterseite 71 Spaltöffnungen vorhanden sein sollen, muss wohl auf einem Versehen beruhen.

[2]) Botan. Jahresbericht. Bd. 12. Abt. 1. 1894. S. 300.

werden und sich unten in das Gewebe des Zweiges fortsetzen, während die übrigen in wechselnder Zahl und in verschiedenen Höhen entstehen und beiderseits blind endigen. Alle Harzgänge sind von 12—16 sezernierenden Zellen umgeben und von einer, seltener zwei Lagen von Sklerenchymfasern umscheidet; mit diesen Sklerenchymscheiden grenzen sie unmittelbar an das Hypoderm. Das in den Kanälen enthaltene Harz wird als Schutzmittel der Blätter gegen Insektenfrass angesehen. Das Blattinnere ist von 2 getrennt verlaufenden und ziemlich weit von einander entfernten Gefässbündeln der Länge nach durchzogen, deren Holzteile der Blattoberseite (Innenseite) zugekehrt sind; zwischen Holz- und Bastteil liegt eine schmale Cambiumzone, welche das oben erwähnte Dickenwachtum der Nadeln vermittelt. Der zwischen beiden Gefässbündeln liegende Raum wird von sklerenchymatischen Fasern zum grössten Teil ausgefüllt. aussen sind die Gefässbündel von dem farblosen, einer gleichmässigen Verteilung des zugeführten Wassers dienenden Transfusionsgewebe umschlossen, welches entsprechend dem sonnigen Standort und der beträchtlichen Transpirationsgrösse der Kiefer von mächtiger Entwickelung ist. An seiner Aussenfläche findet sich eine als Ableitungsgewebe fungierende Parenchymscheide. Auch in der Region der Gefässbündel innerhalb dieser Scheide liegen Harzkanäle neben dem Holzteil, ihre Weite ist bedeutend geringer als die der Harzgänge im Assimilationsgewebe [1]) (31, 76, 43, 61).

Die Nadeln erreichen in der Regel ein Alter von 3, bisweilen — bei langsamem Wachstum der Zweige — auch von 4 bis 5 Jahren, während ältere Bäume schon einen Teil der Nadeln im 2. oder 3. Jahre verlieren, Unterschiede, welche anscheinend damit zusammenhängen, dass bei günstigen Wachstumsverhältnissen die älteren Zweigteile früher und stärker beschattet werden, sodass die Nadeln aus Lichtmangel absterben und alle älteren Zweige kahl sind. Erheblich älter werden die Nadeln an Zweigen, welche mehrere Jahre hinter einander männlich blühen; hier findet man an 8—9 auf einander folgenden Jahrestrieben die Nadeln noch erhalten. Da die männlichen Blüten nach dem Abfallen eine nackte Stelle am Grunde des Jahrestriebes hinterlassen, erscheinen die Kurztriebe wirtelig angeordnet, ähnlich wie bei *Sciadopitys* (Fig. 99)[2]). An den weiblich blühenden Ästen bleiben die Nadeln nicht so lange sitzen. Es scheint durch die längere Lebensdauer der Nadeln an den männlich blühenden Trieben eine Kompensation für die grosse Anzahl der bei der Produktion männlicher Blüten ausfallenden Kurztriebe angestrebt zu werden (Sch.). Im Winter nehmen die Nadeln, besonders wenn sie der Sonne ausgesetzt sind, eine etwas bräunliche Färbung an. Ihr Tod tritt der Hauptmasse nach im September und Oktober[3]) ein, und das Abfallen geschieht nach dem Vertrocknen der Nadeln durch Abwurf des ganzen Kurztriebes. Derselbe enthält einen sehr dünnen Holzkörper, der auch im Lauf der Jahre nur einen geringen Dickenzuwachs zeigt; an seinem Grunde schwillt der Kurztrieb, namentlich an der Oberseite, etwas an, bleibt aber weiter unten an der zukünftigen Abwurfstelle dünner und von lockerem Bau; genau an der Insertionsfläche bildet sich eine bis an den Holzkörper vordringende Korkschicht aus, hier werden die Zellen zerrissen, Holzkörper und

---

[1]) Botan. Jahresbericht. Bd 14. Abt. 1. 1896. S. 938. — Rywosch im Sitz.-Ber. d. Naturf. Gesellsch. Dorpat. Bd. 10. 1895. S. 517.

[2]) Beissner (Mitteil. d. deutschen dendrologischen Gesellschaft. 1903, S. 128) erwähnt eine „interessante Form“ von *Pinus silvestris*, abgebildet in Gardeners Chronicle v. 31. Okt. 1903, mit quirlförmig gestellten Kurztrieben. Vielleicht handelt es sich dabei um die oben beschriebene Erscheinung.

[3]) Schütze in Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen. Bd. 10. 1878. S. 66.

Mark brechen an der dünnsten Stelle ab und nachher wird die trichterförmige Bruchfläche überwallt.[1])

Der Wassergehalt der Nadeln beträgt in ihrem 1. Lebensjahr ca. 70%, später nur noch $50\frac{1}{2}$—$51\frac{1}{2}$% des Frischgewichtes, in ihrer Trockensubstanz ist 1.48—2.41, im Durchschnitt 1,93% Asche enthalten, und auch die Kiefernadelstreu enthält neben 0,91% Stickstoff noch 1,41% Asche, wobei die Menge des Kali und der Phosphorsäure gegenüber den lebenden Blättern sehr verringert, die der Kieselsäure und des Kalkes erheblich vermehrt ist.[2])

Die Langtriebe schliessen ihr Jahreswachstum mit der Hervorbringung von Winterknospen ab, deren mittelste dazu bestimmt ist, den Trieb fortzusetzen, wogegen die im Quirl in verschiedener Anzahl sie umgebenden Knospen zu Wirtel-



Fig. 99. *Pinus silvestris.* Zweige der forma monticola Schröt. von Avrona bei Tarasp (ca. 1500 m ü. M.), welche 8 Jahre hinter einander männliche Blüten getragen haben. An jedem Jahrestrieb entsteht infolge des Abfallens der männlichen Blüten eine nackte Stelle, während darüber dicht gedrängte Kurztriebe stehen; die Nadeln werden hier bis 8 Jahre alt. 1:6. (Orig.-Phot. Sch.)

zweigen auswachsen. Von diesen Quirlknospen bleibt gewöhnlich die eine oder andere in ihrer Entwicklung zurück und verhält sich als schlafende Knospe, um nach starken Beschädigungen der Benadelung zu einem meist nur mit Primärblättern besetzten Trieb auszuwachsen. Die Knospen sind von eiförmig-länglicher Gestalt, 1—2 cm lang, von zahlreichen, nach Schumann (67) über 100, grau oder rötlich gefärbten Schuppen eingeschlossen, zwischen und auf denen sich im Herbst und Winter Harzabsonderungen finden. Der Knospenschluss ist (in Giessen) durch-

---

[1]) v. Höhnel, F. in Mitteilungen aus dem forstlichen Versuchswesen Österreichs. Heft 3. 1878.

[2]) E. Ebermayer. Physiologische Chemie der Pflanzen. Berlin 1882.

schnittlich am 7. August vollzogen; er kommt dadurch zu stande, dass die Schuppen weiter wachsen, während die Achse gestaucht bleibt und die in den Achseln der Schuppen angelegten Kurztriebknospen in einem embryonalen Zustand verharren. Die Knospenschuppen (Fig. 100), welche umgewandelten Laubblättern entsprechen, gehen an ihrem dünnhäutigen Rande in mit einander verflochtene Fransen aus. Sie enthalten in ihrem kurzen Basalteile noch längere Zeit parenchymatische Zellen, bilden auch dort gewöhnlich 2 Harzkanäle aus und lassen zwischen diesen ein Gefässbündel erkennen; im oberen Teil der Schuppe ist das Grundgewebe abgestorben und zusammengedrückt. Die Epidermiszellen auf der inneren (oberen) Seite der Schuppe sind dünnwandig und sondern Harz aus, die der unteren Seite sind ringsum stark verdickt und verholzt, gegen den Rand und die Spitze hin werden sie kleiner und ihre Wände dünner; unter der Epidermis liegen hier noch 2 Schichten von Zellen, deren Wände, besonders nach der Aussenseite hin, stark verdickt sind. Durch das dichte Aufeinanderliegen der trockenen Schuppen und ihre Harzabsonderung werden die inneren Organe der Knospen vor übermässigem Wasserverlust und bis zu einem gewissen Grade auch vor der Winterkälte geschützt (59, 67, 30).

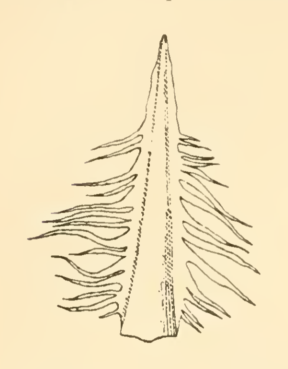


Fig. 100. *Pinus silvestris.* Oberer, häutiger Teil einer Knospenschuppe. 6 : 1. (Orig. K.)

Im Höhenwachstum des Baumes drückt sich auch unter verschiedenen Standortsverhältnissen die grosse Periode des Wachstumes als eine Kurve mit schnell ansteigendem und langsam abfallendem Ast deutlich aus, deren Höhepunkt bei der 1. Ertragsklasse schon im 15., bei der 2. und 3. Klasse im 15.—20., bei der 4. und 5. Klasse um das 20.—25. Lebensjahr erreicht wird. Es verhalten sich nämlich nach A. Schwappach (69. 70) die Zuwachse normaler Kiefernbestände der norddeutschen Tiefebene in den verschiedenen Entwicklungsperioden folgendermassen:

Alter.	Laufender jährlicher Zuwachs der mittleren Höhe in cm bei I.	II.	III.	IV.	V. Standortsklasse
10 Jahre	48	37	27	17	10
15 „	52	43	36	27	13
20 „	48	43	38	32	20
25 „	44	41	36	29	23
30 „	40	37	32	27	21
35 „	36	32	28	25	19
40 „	32	29	25	23	17
50 „	27	25	21	19	14
60 „	23	21	18	15	12
70 „	19	18	16	13	12
80 „	16	16	15	12	11
90 „	14	14	14	12	10
100 „	13	12	12	12	8
110 „	12	11	11	10	7
120 „	10	9	10	9	—
130 „	8	7	7	7	—

Demgemäss zeigt die Höhe der Bäume in den verschiedenen Altersperioden durchschnittlich folgende Zahlen:

Alter.		Höhe der Bäume in m			
	bei I.	II.	III.	IV.	V. Standortsklasse
10 Jahre	3,7	2,7	1,7	1,0	0,7
15 „	6.4	4,8	3,4	2,2	1,3
20 „	8.9	7,0	5.3	3.7	2,0
25 „	11,2	9,1	7.2	5.2	3,4
30 „	13,3	11.1	8.9	6,6	4.5
35 „	15,2	12.8	10.4	7.9	5,5
40 „	16,9	14.3	11,7	9,1	6.4
50 „	19.8	17,0	14.0	11,2	7,9
60 „	22.3	19,3	15.9	12,9	9.2
70 „	24,4	21,2	17,6	14,3	10.4
80 „	26.1	22,9	19,2	15,5	11,6
90 „	27.6	24.4	20.6	16,7	12,6
100 „	29.0	25.7	21.9	17.9	13,5
110 „	30.2	26.9	23.1	19,0	14,3
120 „	31.3	27,9	24,1	20,0	—
130 „	32.2	28,7	25.0	20,8	—
140 „	32.9	29,3	—	—	—

Auch der Dickenzuwachs zeigt eine solche Periode, die von äusseren Einflüssen unabhängig ist, wie die folgenden, ebenfalls den Abhandlungen von A. Schwappach (69, 70) entnommenen Zahlen erkennen lassen:

Alter.		Mittlerer Durchmesser in cm			
	bei I.	II.	III.	IV.	V. Standortsklasse
15 Jahre	6,9	6,0	—	—	—
20 „	9.0	7,4	6,3	—	—
30 „	12,2	10,5	8.7	7,2	5.9
40 „	15.5	13,5	11.5	9,5	7,5
50 „	19,1	16.7	14,4	11,8	9,2
60 „	22.9	19.8	17,1	14,2	11.1
70 „	26.7	22,9	19,7	16,4	12.9
80 „	29.8	25,9	22,2	18.4	14,5
90 „	32,7	28,6	24.7	20.4	16,1
100 „	35,2	31,1	26.8	22.3	17,7
110 „	37,4	33.2	28,7	24,0	19,1
120 „	39.1	34.9	30.2	25,4	—
130 „	40.4	36.2	31,5	26.5	—
140 „	41.3	37,1	—	—	—

Innerhalb einer und derselben Vegetationsperiode zeigt sich im allmählichen Aufbau des Jahrringes durch die im Cambium stattfindenden Teilungen keine deutliche „grosse Periode“. Mischke[1]) hat an einem Kiefernstamm mit schwachem Dickenzuwachs in Berlin folgenden Verlauf festgestellt: Beginn der Entwicklung Anfang Mai, darauf ziemlich gleichmässiges Fortschreiten bis Ende Juni; im Juli Pause; während des August eine geringe weitere Zunahme; Ende August Schluss der Jahrringbildung; im ganzen wurden 9 Frühjahrstracheïden und 3 Sommertracheïden gebildet. Betreffs der Pause im Juli vergl. das oben (S. 138) bei der Fichte gesagte.

Die grösste beobachtete Höhe beträgt 48 m, der grösste Stammdurchmesser 1 m (95). Die grösste Wachstumsenergie des Baumes, bemessen nach dem jähr-

[1]) Botan. Centralblatt. Bd. 44. 1890. No. 2—6.

lichen Gesamtzuwachs an Derbholz und Reisholz, fällt (70) bei der I. Standortsklasse in das 30., bei der II. ins 35., bei der III.—V. ins 45. Lebensjahr.

Im Stamme und in den Ästen der Kiefer, wie auch der übrigen Nadelbäume, fällt dem Holzkörper eine 3fache Funktion zu: er dient als Reservestoffbehälter, dem Wassertransport und der mechanischen Festigung gegen Zug- und Druckwirkungen. Als Reservestoffe fungieren die in den Markstrahlen während des Winters abgelagerten Mengen von fettem Öl, die Kiefer ist ein sog. Fettbaum. Die Verrichtung des Wassertransportes geht in den jüngeren Jahresringen des Splintholzes, und zwar vorzugsweise in den weitlumigen Elementen im Frühjahrsholze eines jeden Jahresringes vor sich. Die Anzahl der Splintringe ist im Kiefernholz bedeutend grösser, als im Fichtenholz; sie beträgt nach R. Hartig[1]) in 150jährigen Stämmen in Brusthöhe 60—77 und nimmt gegen die Krone hin bedeutend ab. Das Frischgewicht des Holzes im ganzen schwankt nach Hartig (25) von 0,38—1,04 und beträgt 0,82 im Mittel ganzer Bestände von angehend haubarem Alter, 0,776 bei sehr alten Bäumen. Auch der Wassergehalt des Holzes unterliegt nach Standort, Alter, Jahreszeit und Witterungsverhältnissen grossen Schwankungen. Die Kiefer besitzt ein verhältnismässig wasserarmes Kernholz, welches nach der Fällung des Baumes durch die Einwirkung des Sauerstoffes der Luft eine rotbraune Farbe annimmt. Das Kernholz hat trotz seines grossen Harzgehaltes ein um 6—8% höheres spez. Trockengewicht als das Splintholz, sein Wassergehalt beträgt durchschnittlich 13,1—14%, derjenige des Splintholzes durchschnittlich 54,7—59,4%. Deshalb ist der mittlere Wassergehalt junger Bäume viel grösser als der von älteren und steigert sich in letzteren von unten nach oben wegen des Zurücktretens des Kernholzes in den jüngeren Stammteilen. Im übrigen hängt, da der Holzkörper ein Wasserreservoir für die transpirierenden Organe bildet, sein Wassergehalt auch von dem Verhältnis zwischen der von den Wurzeln aufgenommenen und der von den Blättern abgegebenen Wassermenge ab. Tonkel[2]) hat die Veränderungen des Wassergehaltes im Holze der Kiefern während verschiedener Monate genauer festgestellt und fand

	im Stamm	in den Zweigen
im November	50,0	48,3 % Wasser
„ Dezember	61,9	51,2 „ „
„ Januar	62,7	56,1 „ „
„ Februar	61,3	53,7 „ „
„ März	58,5	61,3 „ „
„ Juni	55,2	60,1 „ „
„ Juli	52,0	60,2 „ „
„ August	55,1	56,6 „ „
„ September	50,5	52,3 „ „

Nach Geleznow[3]) enthält das Holz im Winter bis zu 64,5, im Frühjahr 62,3—63,3, im Sommer 59,5% Wasser. Die Holz-Trockensubstanz liefert nach Ebermayer (a. a. O.) 0,27—0,33, durchschnittlich 0,30% Reinasche und enthält in 100 Teilen derselben 14,31 Teile Kali, 10,69 Magnesia, 6,05 Phosphorsäure, 53,64 Kalk.

In Rücksicht auf seine mechanische Leistung entspricht der Stamm der Kiefer seiner Form nach einem Träger gleichen Biegungswiderstandes mit der Abweichung, dass die Stammbasis stärker verdickt ist, und behält diese

[1]) Forstlich-naturwissensch. Zeitschrift. Bd. 1. 1892. S. 212.

[2]) Botan. Jahresber. Bd. 11. Abt. 1. 1883. S. 6.

[3]) Daselbst. Bd. 4. 1876. S. 708.

Form in den verschiedenen Abschnitten seiner Entwicklung bei, indem die Verteilung des jährlichen Zuwachses auf die verschiedenen Stammhöhen durch Druckreize reguliert wird (72). Die Biegungsfestigkeit und Steifheit des Holzkörpers hängt ab von der Grösse des Querschnittes desselben, also von der Breite der Jahresringe, von der Verteilung von fester Holzsubstanz innerhalb derselben und von dem Tragvermögen der verholzten Zellwandsubstanz. Letzteres hat H. Schellenberg[1]) auf 10.290 kg pro 1 qmm festgestellt; es ist unter den verglichenen Nadelbäumen das geringste. Nach L. Tetmajer[2]) beträgt die mittlere Zugfestigkeit des Holzes 924 kg, die mittlere Druckfestigkeit 247 kg, die mittlere Biegungsfestigkeit 409 kg pro 1 qcm. Nach A. Metzker's (50, 51) Beobachtungen biegen sich hohe und starke Kiefern im Sturm hauptsächlich im obersten Drittel des Schaftes, während das unterste Viertel in seiner Lage fast unverändert bleibt; hier muss demnach eine möglichst grosse Steifheit erreicht werden, dagegen in den obersten Teilen des Stammes und in der Krone neben dieser für eine grössere Biegungsfestigkeit gesorgt sein; daher ist tatsächlich das Holz der oberen Stammteile wesentlich dehnbarer als im unteren Teil. Neben älteren Untersuchungen von R. Hartig (24, 25, 29), A. Schwappach (71) u. a. über die mechanischen Eigenschaften des Kiefernholzes liegen hierüber, sowie über die Ursachen der Strukturverhältnisse im Jahresring solche von F. Schwarz (72) vor, nach denen die folgende Schilderung gegeben ist.

Die absolute Breite der Jahresringe hängt von der Gesamternährung und der Wachstumsenergie des Baumes ab und ist deshalb, wie auch die Verschiedenheiten im Dickenzuwachs der einzelnen Standortsklassen S. 193 zeigen, grossem Wechsel unterworfen. In Beständen der Mark Brandenburg wechselte z. B. bei 30 gut gewachsenen Stämmen die durchschnittliche Breite der jüngsten 10 Jahrringe in Brusthöhe zwischen 0.46 und 3.55 mm und betrug im Mittel von allen 1.34 mm; R. Hartig (24) gibt die durchschnittliche Jahrringbreite der von ihm untersuchten Kiefernstämme auf 2.25 mm mit wenig Abweichungen an. In gerade gewachsenen Stämmen zeigte jeder Jahrring eine gleichbleibende Breite, sodass der Holzkörper konzentrisch gebaut ist: in den an das Mark grenzenden Ringen findet allmählich eine Zunahme der Ringbreite derart statt, dass in der Regel im 5.—10. Jahre eine maximale Breite erreicht wird; trotz der jetzt noch weiter erfolgenden Steigerung des Zuwachses, auf die Fläche des Jahrringes bezogen, tritt von dieser Zeit an eine Abnahme der Ringbreite ein. Durch zeitigen Eintritt höherer Temperatur wird die Zeit des Wachstums verlängert und damit eine Vergrösserung des Gesamtzuwachses eines Jahres herbeigeführt. Dies fällt bei der Kiefer um so mehr ins Gewicht, als sie nach J. Friedrich[3]) gerade am Anfang der Vegetationsperiode sehr schnell mit dem Aufbau des Jahrringes beginnt, und macht es erklärlich, dass der Jahreszuwachs mit zunehmender Höhe im Gebirge desto geringer wird. Im Stamme nimmt die Breite jedes Jahrringes von unten nach dem Wipfel hin zu, erreicht ein Maximum und nimmt dann wieder ab; je jünger der Jahrring ist, desto höher liegt das Maximum seiner Breite im Stamme.[4]) Nach R. Hartig (25) trifft dies jedoch nur für Stämme zu, welche im Schluss erwachsen sind, und auch für sie nur mit Ausnahme des unteren Stammendes, in welchem die Jahrringe eine grössere Breite haben; bei lichtem Stande der Bäume bleiben die einzelnen Jahrringe in den verschiedenen Höhen des Stammes annähernd gleich breit. Bei schräg gewachsenen Stämmen erscheint in den Jahrringen das Wachstum auf der dem Druck ausgesetzten Seite be-

[1]) Jahrbücher für wissensch. Botanik. Bd. 29 1896 S. 242.

[2]) Methoden u. Resultate der Prüfung der schweiz. Bauhölzer, 2. Aufl., Zürich 1896

[3]) Mitteilungen aus d. forstl. Versuchswesen Österreichs. 22. Heft. 1897.

[4]) P. Schuppan, nach Botan. Centralblatt. Bd. 46. 1891. S. 121.

günstigt, bei den vom Winde schief gestellten also auf der dem herrschenden Winde entgegengesetzten; ebenso ist an den Ästen das Wachstum auf der Druckseite gefördert und schon an dünnen Zweigen wächst die Unterseite in der Regel stärker als die Oberseite. Dazu kommt, dass in jüngeren Zweigen oder in älteren, aber dünnen Achsen, wenn sie einseitig belastet sind, also in der Regel an ihrer Unterseite, dickwandigeres Holz gebildet wird, welches F. Schwarz Druckholz nennt und dem Rotholz der Fichte gleichstellt. Diese Druckholztracheïden unterscheiden sich nicht wesentlich vom Herbstholz der Jahrringe, deren Funktion sie auch teilen, und für deren Entstehung Schwarz dieselbe Ursache, nämlich die Wirkung des Druckreizes annimmt.

Jeder Jahrring setzt sich aus dem sog. Frühjahrsholz und Herbstholz (von Schwarz Frühholz und Spätholz genannt) zusammen, und da die mechanische Leistung des Stammes vorzugsweise dem letzteren zufällt, welches sich aus viel dickwandigeren und englumigeren Tracheïden aufbaut, so ist der Anteil, den das Herbstholz am Aufbau der Jahrringe in den verschiedenen Teilen des Stammes und der Krone nimmt, für das Leben des Baumes von nicht geringerer Wichtigkeit, als für die technische Verwendbarkeit des Holzes. Dieser Herbstholzanteil kann sowohl aus den Bestimmungen des spez. Trockengewichtes des Holzes geschlossen, wie auch durch direkte Messungen festgestellt werden; der ersteren Methode bedienten sich u. a. R. Hartig und A. Schwappach, der letzteren ebenfalls Hartig, ferner C. Sanio (60) und F. Schwarz (71).

Das spezifische Trockengewicht des Holzes beträgt in ganzen haubaren Stämmen 0,49—0,50 bei den märkischen Kiefern (71), dagegen nur 0,475—0,48 bei den in Oberbayern untersuchten (25). Das Holz aus den untersten Stammteilen ist das härteste und schwerste, beide Eigenschaften nehmen nach oben zuerst rasch, dann in den mittleren Baumteilen langsamer ab; das Verhalten der obersten Stammteile ist wechselnd und hauptsächlich durch die Lage der Äste bedingt (71). Das spez. Trockengewicht des unteren Stammendes beträgt 0,628, das der Äste im Mittel 0,48 (25). Mit diesen Zahlen stehen die Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchungen über den Anteil des Herbstholzes am Aufbau der einzelnen Jahrringe in Übereinstimmung. Der erste Jahrring zeigt überhaupt noch keinen Unterschied von Frühlings- und Herbstholz, eine Differenzierung der Funktionen der Wasserleitung und der Versteifung ist hier offenbar noch nicht eingetreten und die kleinzelligen Holzelemente sind ausreichend, um die noch geringe Last der einjährigen Triebe zu tragen. Auch die folgenden inneren Jahrringe weissen noch eine geringe Menge von Herbstholz auf; dessen relative Zunahme dauert mehrere Jahrzehnte fort, wobei sie etwa mit dem 40.—60. Jahr geringer und unregelmässiger wird. Während diese allmähliche Steigerung des Herbstholzprozentes in allen Stammhöhen zu beobachten ist, so wird doch in den unteren Stammteilen absolut viel mehr Herbstholz erzeugt als in den oberen, wie dies schon Sanio beobachtet hat. Für die Abnahme der Herbstholzprozente im Stamm von unten nach oben sei ein Beispiel aus den von Schwarz untersuchten Exemplaren angeführt.

Stamm von 13.7 m Länge bis zum Kronenansatz.

Scheibe	Höhe über dem Boden	In den 10 jüngsten Jahrringen. Durchschnittl. Breite d. Jahrringes	Spätholzes	Spätholz	In den folgenden 10 Jahrringen. Durchschnittl. Breite d. Jahrringes	Spätholzes	Spätholz
	m	mm	mm	%	mm	mm	%
I	0,3	0,90	0,44	49	0,81	0,39	48
II	1,3	0,75	0,38	51	0,74	0,35	48
III	3,4	0,68	0,33	48	0,80	0,37	46
IV	5,5	0,69	0,32	46	0,79	0,33	42

Scheibe	Höhe über dem Boden m	In den 10 jüngsten Jahrringen. Durchschnittl. Breite d. Jahrringes mm	Spätholzes mm	Spätholz %	In den folgenden 10 Jahrringen. Durchschnittl. Breite d. Jahrringes mm	Spätholzes mm	Spätholz %
V	7,6	0,70	0,27	38	0,83	0,33	41
VI	9,7	0,74	0,27	37	1,00	0,36	36
VII	11,8	0,84	0,28	34	1,32	0,39	30
VIII	13,7	1,10	0,33	30	1,49	0,36	24

Erst wenn die Wachstumsenergie des Baumes stärker vermindert wird, tritt eine langsame Verringerung der Menge des Herbstholzes ein. Mit der Breite des Jahrringes steht der Anteil des Herbstholzes nicht in direktem Zusammenhange; es ist zwar mit der Zunahme der Ringbreite immer auch eine Zunahme der absoluten Herbstholzbreite, nicht aber der Herbstholzprozente verbunden. Bei sehr breiten Jahrringen, also bei grosser Wachstumsenergie des Baumes, enthalten in der Regel die schmäleren Ringe das grösste Herbstholzprozent, bei sehr geringer Wachstumsenergie befindet sich dagegen das grösste Herbstholzprozent in den breitesten Jahrringen.

In schräg gewachsenen Stämmen, die zugleich exzentrisch sind, befindet sich in der Regel auf der Druckseite, auf welcher die Jahrringe eine grössere Breite haben, auch noch das höhere Herbstholzprozent.

Aus allen diesen Untersuchungen geht hervor, dass die Bildung von Herbstholz stets der Grösse der mechanischen Anforderungen entspricht, und dass die erforderliche Leistung durch Breite der Jahrringe, Anteil der Herbstholzprozente und Ausbildung von Druckholz in mannigfachen Kombinationen erreicht wird. Auch zwischen Höhenzuwachs und mechanischer Beanspruchung des Baumes besteht nach A. Metzker (51) eine Beziehung insofern, als ein Nachlassen des Höhenwuchses eintritt, wenn die veränderte Beanspruchung des Baumes zu einem besonders starken Dickenzuwachs des Stammes zwingt, und umgekehrt eine Steigerung des Höhenwuchses ermöglicht ist, wenn die Beanspruchung des Stammes verringert wird.

Bezüglich der Struktur des Kiefernholzes ist noch zu erwähnen, dass es Harzkanäle enthält, welche in gleichmässiger Verteilung Splint- und Kernholz der Länge nach durchziehen, durch Markstrahlgänge mit einander in Verbindung stehen und sehr lange Zeit Harz produzieren. Dasselbe besteht aus freien Harzsäuren wie Silveolsäure $C_{14}H_{20}O_2$, α-Silvinolsäure $C_{15}H_{26}O_2$ und β-Silvinolsäure $C_{14}H_{24}O_2$, ferner aus Silvoresen, ätherischem Öl und Spuren von Bitterstoff und Bernsteinsäure.[1]) Es ist in altem Holz, welches bis zu 8% Harz und darüber enthalten kann, reichlicher abgelagert als im Splint, und letzterer ist mit einem Harzgehalt von durchschnittlich $2^2/_3$% daran reicher als das Splintholz der Lärche (46). Bezüglich der Entstehung des Wundharzes gilt für die Kiefer dasselbe wie für die Tanne (vgl. S. 95).

Das Rindengewebe der Achsenorgane enthält in der primären Anordnung 2 Kreise von Harzgängen und zeigt unter der Epidermis mit grossen Unterbrechungen ein einreihiges Hypoderm; unter diesem oder direkt unter der Epidermis bildet sich an den einjährigen Trieben ein in seinem äusseren Teil dünnwandiges Periderm aus, auf dem keine Lenticellen vorhanden sind; das Auftreten dieser ersten Korkbildung gibt sich an der gelblichgrauen Färbung der bis dahin grünen Zweige zu erkennen. Etwa im 5.—6. Jahre fallen nach Mohl[2]) die Blattkissen ab, hierauf produziert das Periderm dünne Schuppen, und erst an

[1]) Tschirch, A. und Niederstadt, B. in Archiv der Pharmacie, 1901. S. 167.
[2]) Botan. Zeitung. Bd. 17. 1859. S. 338.

8—10 Jahre alten Sprossen entwickeln sich innere Korkhäute, in denen zwei Steinkorkplatten mit einer dünnwandigeren mittleren, bei der Borkeschuppenbildung zerreissenden Korkschicht liegen. Die Form der Borke an den unteren Teilen alter Stämme und im Wipfel ist auffallend verschieden: die lederfarbigen Borkeschuppen am Wipfel bis tief am Stamme herab sind kaum millimeterdick, von einem häutigen elastischen Saume umgeben, und lösen sich wegen der verhältnismässig bedeutenden Erweiterung des Stammumfanges beim Dickenwachstum frühzeitig ab; am unteren Stammteil dagegen haben die von Steinzellenplatten abgegrenzten Borkeschuppen eine Dicke bis über 2 mm, hängen fester aneinander und werden später abgeworfen, sodass sie zu mehreren cm dicken rotbraunen Schwarten verwachsen bleiben, welche in längs- und querrissige, oberflächlich sich abschülfernde Schuppen zerfallen (53). Das Verhältnis der Rinde zum ganzen Inhalt des Baumes nimmt im allgemeinen mit dem Wachsen des letzteren ab und ist bei gleichem Baumalter auf besserem Boden geringer als auf schlechterem; der prozentische Anteil der Rinde am Volumen des ganzen Stammes beträgt bei 15—40 Jahre alten Bäumen 20—35%, bei älteren 7—20%, doch sind im einzelnen grosse individuelle Verschiedenheiten vorhanden.[1] Nach Ph. Flury[2]) zeigt das Rindenprozent am unteren Stammende verhältnismässig hohe Werte, bis zu 30% und darüber, fällt dann rasch und fortwährend, und nimmt erst gegen die Derbholzgrenze hin wieder ganz unmerklich zu; die Minimalbeträge sinken bis 4 und sogar 3%.

Als höchste bekannte Altersgrenze der Kiefer werden über 584 Jahre angegeben[3]); doch schätzt Kihlmann in Lappland beobachtete Exemplare (vgl. S. 176) noch älter.

Die Blühbarkeit beginnt bei freiem Stande schon mit dem 15. Jahre, im Bestand erfolgt ein reichliches Samentragen erst vom 30.—40. Jahre an, auf feuchtem Boden sogar erst zwischen dem 70. und 80. Jahre (224). Im ganzen produzieren die Kiefern reichlich Samen, die Zapfenmenge eines reich tragenden, etwa 100jährigen Baumes betrug z. B. nach Kienitz[4]) 17 l = 1630 Stück, worin 167 g entflügelte Samen enthalten waren. Eigentliche Samenjahre wiederholten sich alle 3—5 Jahre. Nach den von Schwappach[5]) veröffentlichten 20jährigen Erhebungen in Preussen ist der Zapfenertrag der Kiefer im allgemeinen sehr gleichmässig, wenigstens wechselt in den östlichen Provinzen gewöhnlich eine reiche Ernte mit zwei mittleren, und gehören geringe oder gar Fehlernten hier zu den Ausnahmen. Im Durchschnitt wird etwa alle 3 Jahre das einer vollen Ernte entsprechende Samenquantum produziert, in günstigen Fällen reichen hierzu 2 Jahre hin, unter ungünstigen Bedingungen verlängert sich diese Periode auf 4 Jahre. Der durchschnittliche jährliche Samenertrag wurde auf 37.6% einer vollen guten Ernte festgestellt.

Die Blüten sind einhäusig verteilt, doch sollen sich (29a) bisweilen Bäume finden, die nur männliche, und andere, die nur weibliche Blüten tragen: häufig sind Bäume, die vorwiegend männlich und solche, die vorwiegend weiblich blühen. Eine ausgesprochene Anordnung der weiblichen Blüten auf den Gipfelästen, wie dies bei der Tanne und Fichte der Fall ist, findet hier nicht statt. Die Blütezeit fällt in den Anfang Mai bis Anfang Juni, in Giessen durchschnittlich auf den

[1]) R. Hartig in Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen. Bd. 5. 1873. S. 195—203. — Forstl.-naturw. Zeitschr. Bd. 1. 1892. S. 185. — E. Omeis in Forstl.-naturwiss. Zeitschr. Bd. 4. 1895. S. 147.

[2]) Mitteil. d. Schweizer. Centralanstalt f. d. forstl. Versuchswesen. Bd. 5, 1897. S. 203.

[3]) Böhmerle, K., in Centralblatt f. d. gesamte Forstwesen. Bd. 12, 1886. S. 77.

[4]) Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen. Bd. 13. 1881. S. 549.

[5]) Vgl. S. 149, Anm. 3.

16. Mai. Die Windblütigkeit von *Pinus silvestris* ist schon von Sprengel (174) erkannt worden, der auf die ausserordentliche Menge des hervorgebrachten Pollens und auf die Notwendigkeit dieser scheinbaren Verschwendung aufmerksam macht, da die Bestäubung der unansehnlichen kronenlosen weiblichen Blüten durch den Wind es mit sich bringe, dass „von hundert, vielleicht von tausend Samenstäubchen eines auf eine weibliche Blüte gerät".

Die männlichen Blüten entspringen in grosser Anzahl an Stelle von Kurztrieben aus den unteren Schuppenblättern eines Jahrestriebes, welcher am oberen Ende weiter fortwächst und nadeltragende Kurztriebe hervorbringt (222); sie sind rings um die Oberfläche des aufrechten Triebes traubenförmig gestellt und nehmen auf ihren kurzen Stielen eine schief aufrechte Lage ein, tragen am Grunde 4 Schuppenblätter, sind von gelber Farbe und von eiförmiger Gestalt, 6—7 mm lang, denen der Tanne und Fichte ähnlich (vgl. Fig. 67 A, S. 151). Die Antheren besitzen nur einen niedrigen Konnektiv-Kamm, ihre beiden Pollensäcke öffnen sich nach unten mit je einem Längsspalt (vgl. die Abbildung bei *P. montana*) und entlassen den schwefelgelben mehligen Pollen, welcher bei ruhiger Luft auf der Rückenfläche der tiefer stehenden Antheren abgelagert wird, um von Windstössen entführt zu werden (95). Die reichlichen Pollenmassen geben ebenso wie die der Fichten nicht selten zur Entstehung von „Schwefelregen" und „Seeblüten" Veranlassung (vgl. Fig. 68, S. 151). Die Pollenkörner sind, wie die der Tannen und Fichten (vgl. Fig. 33, S. 97), mit 2 durch Hervorwölbung der Exine entstandenen Luftblasen zur Verringerung ihres spez. Gewichtes versehen, aber von geringerer Grösse, ca. 0,075 mm lang, 0,045 mm dick. In einigen Gegenden sind Kiefern mit rosa bis karmin-braunrot gefärbten Antheren (var. *erythranthera* Sanio) beobachtet worden, sodass man den Baum als heteranther bezeichnen kann. Der Pollen enthält nicht unbedeutende Mengen von tierischen Nährstoffen, nach Kresling[1]) 11—12 % Fett, 12,75 % Rohrzucker, 7,4 % Stärke, 2,54 % stickstoffhaltige Verbindungen, wie Globulin, Nucleïne, Pepton und verschiedene Amide; trotzdem sind als Besucher der Blüten nur einige Käferarten (in Österreich) beobachtet worden (102). Nach dem Stäuben verwelken die männlichen Blüten und fallen ab, wobei sie am Zweige höckerige Narben zurücklassen.

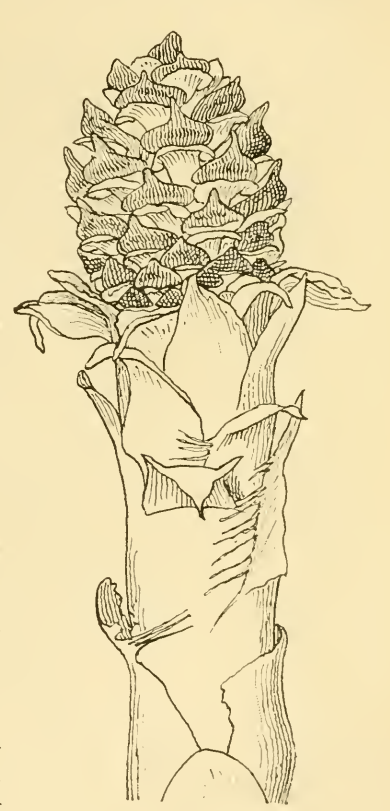


Fig. 101. *Pinus silvestris*. Weibliche Blüte. 8:1. (Orig. K.)

Die weiblichen Blüten (Fig. 101) erscheinen an der Spitze junger Triebe, welche im nächsten Jahre weiter wachsen, einzeln oder zu 2, bisweilen auch zahlreicher; sie entspringen aus den obersten Blattachseln des Jahrestriebes und entsprechen Langtrieben. Sie sind, da sie sich vor den zweinadeligen Kurztrieben entwickeln, von allen Seiten frei zugänglich, haben die Form kugeliger, 5—6 mm langer, auf dichtbeschuppten Stielen stehender Zäpfchen von rotbrauner, auch hochroter oder grünlicher Farbe, zeigen eine ziemlich aufrechte Stellung

[1]) Archiv der Pharmacie, Bd. 229, 1891, S. 389—425.

und bestehen aus rundlichen dünnen Deckschuppen und etwas kürzeren, fleischigen, schräg nach aufwärts gerichteten Fruchtschuppen; deren dunkelroter Vorderrand geht in eine ebenso gefärbte Spitze aus, und diese setzt sich nach unten in eine in der Mitte der Fruchtschuppe verlaufende Schwiele fort (vgl. die Abbildung bei *P. montana*). Zu derselben Zeit, in welcher die Antheren zu stäuben beginnen, streckt sich die Achse der weiblichen Blüte, sodass die Schuppen auseinander rücken und ein Zugang zu den beiden am Grunde der Fruchtschuppe sitzenden Samenanlagen eröffnet wird. Diese wenden, wie bei den verwandten Coniferen, ihre mit zwei hörnchenförmigen, in der Ebene der Schuppe liegenden Fortsätzen versehenen Mikropylen nach unten und innen, sodass diese wiederum in die kanalartigen Gänge hineinreichen, die infolge der spiraligen Anordnung der Schuppen an der Zapfenachse und infolge der Verengung der Schuppenbasen sich um die Achse herumziehen; die Mikropylenfortsätze sind mit Flüssigkeit prall angefüllt und sondern dieselbe aus. Der auf die glatte Oberseite der Fruchtschuppen fallende Pollen rollt auf dieser beiderseits von der mittleren Schwiele herab und gelangt in der Weise wie bei der Fichte an die Mikropylen (73, 74).

Alsbald nach dem Eintritt der Bestäubung neigen sich die weiblichen Blüten durch Krümmung ihres Stieles abwärts, die Fruchtschuppen setzen ihr Längen- und Dickenwachstum ungefähr gleichmässig fort und durch letzteres wird die Bildung der Apophyse veranlasst. Dabei wird der anfänglich auf der Innenseite der Schuppe stehende Kiel durch starkss Wachstum der Innenseite nach aussen gerückt und bildet zuletzt den Nabel auf der Mitte der Apophyse. Deren Epidermis zeigt im Gegensatz zur Ober- und Unterseite der Fruchtschuppe stark ausgebildete Kutikularschichten, unter ihr liegt ein grosszelliges Gewebe, aus welchem sich im Sommer 2 oder mehr Lagen sklerenchymatischer Zellen ausbilden, deren dicke Wandungen bräunlich gefärbt sind, und darunter befindet sich nun ein aus 6—8 Schichten bestehendes engzelliges Korkgewebe. Deshalb zeigt im August der junge Zapfen eine graubraune Färbung, die Fruchtschuppen haben sich jetzt dicht zusammengelegt, später greifen Haarbildungen auf ihren Berührungsflächen so in einander, dass ein vollständiger Verschluss der Zapfen zum Schutz der Samen erreicht wird, und die Apophysen stossen trotz der Streckung des ganzen Zapfens lückenlos aneinander. Das Wachstum der Deckschuppen ist inzwischen ganz stehen geblieben. Im Herbst ist der junge Zapfen 7 mm lang und 4 mm dick, sein Stiel hat eine Länge von ca. 9 mm; in diesem Zustand verharrt er bis zum kommenden Frühjahr, in welchem er, auf seinem Stiele herabgebogen bleibend, ein lebhaftes Wachstum zeigt. Die Fruchtschuppen wachsen vorzugsweise in die Länge, aber auch in die Breite und Dicke; da sie sich auf der Ober- und Unterseite gleichmässig strecken, so trägt die Apophyse im 2. Jahre den Kiel auf ihrer Mitte, und rings um ihre vorjährige braune, zentral bleibende Endfläche bildet sich eine peripherische Zone von lebhaft grüner Färbung; später erfahren deren Gewebe dieselbe Veränderung und Braunfärbung, wie vorher der zentrale Teil. Das anfänglich parenchymatische übrige Grundgewebe der Fruchtschuppe mit Ausnahme einiger Zelllagen an der Oberseite der Gefässbündel bildet sich, zuerst an der Unterseite und von der Basis nach der Spitze fortschreitend, in ein sklerotisches Prosenchym um, wodurch die Schuppen eine bedeutende Festigkeit erlangen und den eingeschlossenen Samen einen hinreichenden Schutz gegen äussere atmosphärische Einflüsse bieten können. Auch jetzt noch bleiben sie so fest geschlossen, dass die Apophysen eine durch keinerlei Ritze unterbrochene Aussenfläche des Zapfens bilden. Im folgenden Frühjahr erlangt derselbe seine vollkommene Reife; er bleibt nach unten gewendet, ist von einer ei- oder kegelförmigen Gestalt, am Grunde schief ausgebildet, $2^1/_2$—7 cm lang, in Grösse, Stellung der Schuppen, Form und Farbe der Apophysen sehr variierend. Im

zeitigen Frühjahr öffnet sich der Zapfen, indem sich seine Schuppen, von oben beginnend, beim Austrocknen infolge des Vertrocknens und Einschrumpfens des in der Nähe der Gefässbündel übrig gebliebenen Parenchyms von einander lösen [1]) und sich mit einem deutlich vernehmbaren knackenden Geräusch so weit auseinander spreizen, dass die Samen zwischen ihnen herausfallen können. Dies geschieht nach Vonhausen [2]) hauptsächlich in den Nachmittagsstunden unter dem Einfluss austrocknender Ost-, Süd- oder Südwest-Winde, die zugleich die ausfliegenden Samen weiter transportieren. Vaucher (187) bespricht bereits die zweckmässigen Bewegungen der Zapfenschuppen bei den Kiefern: „sie öffnen sich zur Bestäubung, schliessen sich zum Ausreifen und öffnen sich zum zweitenmal zur Aussaat.“ Nach dem Entlassen der Samen bleiben die leeren Zapfen noch bis zum Herbst an den Zweigen hängen. Nur im mittleren Teil des Zapfens bilden sich vollkommene Samen aus, im oberen und unteren Zapfenteil dagegen verkümmern sie mehr oder weniger, und die Schuppen, welche verkümmerte Samen tragen, bleiben fest geschlossen auf einander liegen.

Die Samen haben ein ähnliches Aussehen wie die Fichtensamen, sind 3 bis 5 mm lang, von eiförmig-länglicher Gestalt und schwärzlicher, doch auch hellbrauner Farbe; ihr Flügel ist von verschiedener Grösse, meist 15 bis 20 mm lang, dünn, der Länge nach stark S-förmig gekrümmt (Fig. 102). Dieser Flügel ist aus einem Anhang des Integumentes hervorgegangen und bedeckt anfänglich den Samen auf seiner vorderen und hinteren Fläche, wird dann aber beim Heranwachsen des Samens so zerrissen, dass er nur noch dessen Seitenkanten umfasst und festhält (78). Die Samen sind, wie die der vorher besprochenen Nadelhölzer, in der Hauptsache anemochor und zu dem Typus der Schraubenflieger gehörig; beim Fallen stellen sie sich fast immer so, dass die Konkavität der Flügelbasis nach aufwärts, die der Flügelspitze nach abwärts gerichtet ist (34). Sie haben ein geringes Gewicht, welches sich im Durchschnitt mit dem Flügel auf 8—8.7 mgr, ohne denselben auf 5.5—6.6 mgr beläuft, und können wegen der grossen Reibungsfläche, welche der Flügel der Luft darbietet, vom Winde leicht fortgetragen werden. Übrigens sind sie auch geeignet, sich eine Zeit lang auf dem Wasser schwimmend zu erhalten, sie werden ausserdem bisweilen von Vögeln, besonders *Sitta europaea*, verschleppt und gelegentlich auch durch Ameisen verbreitet. Indessen ist die wirksamste Verbreitung der Samen auf grössere Entfernungen — es sind solche von 1 bis 2 Kilometer beobachtet worden — ohne Zweifel die anemochore (171). Nach dem Ausfliegen der Samen löst sich ihr Flügel leicht ab, indem er von den beiden Seitenkanten, die er mit seinem Ende

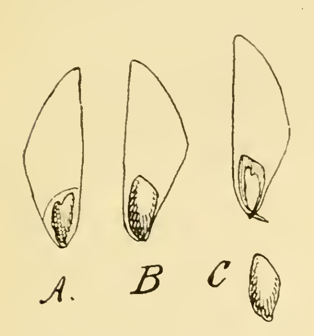


Fig. 102. *Pinus silvestris.* Samen mit Samenflügel. A von der inneren, B von der äusseren Seite; C Same getrennt von dem Flügel, der ihn mit seiner zangenförmigen Basis umfasst hatte. 1:1. (Orig. K.)

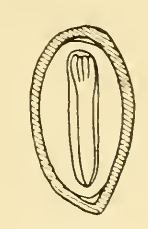


Fig. 103. *Pinus silvestris* Längsschnitt durch den reifen Samen; in einer Höhlung des Nährgewebes liegt der Embryo. 6:1. (Orig. K.)

[1]) Über die Veränderungen der Fruchtschuppen während ihres Wachstumes vgl. A. Kramer, Beitr. z. Kenntnis der Entwickelungsgeschichte und des anatomischen Baues der Fruchtblätter der Cupressineen und der Placenten der Abietineen. Dissert. Leipzig 1885.

[2]) Allg. Forst- u. Jagdzeitung. Bd. 57. 1881. S. 431.

zangenartig umfasst, abreisst. Der frische Samen enthält nach Jahne[1]) 9.64 % Wasser, 30.25% Ätherextrakt, 18.25% Rohfaser, 25.87% Proteïn, 5.95% Asche, 10.04% Harze und stickstofffreie Extraktstoffe; Stärke, Zucker und Dextrin fehlen. In dem ölhaltigen weissen Nährgewebe liegt der farblose Embryo eingebettet, welcher 4—7, meist 6 Kotyledonen trägt (Fig. 103).

Nach einer Angabe von C. F. Gärtner (51) besitzt die Gattung *Pinus*, worunter vielleicht *P. silvestris* verstanden ist, Fruchtungsvermögen, bei dem sich nur taube Samen ausbilden.

Auf vegetativem Wege vermehrt sich die Kiefer nicht; bei Veredelungen kann sie als Unterlage für alle andern *Pinus*-Arten, am besten für die zwei- und dreinadeligen, auch für Cedern dienen.[2])

Vergleichen wir zum Schlusse in Bezug auf Organisationshöhe die Kiefern mit den Fichten, Tannen und Lärchen, so müssen wir sie als die weitest entwickelte, höchst organisierte Gattung in der Familie der Pinaceen bezeichnen. Diese Ansicht gründet sich auf folgende Erwägungen:

1. Bei den Kiefern ist die Arbeitsteilung zwischen Lang- und Kurztrieben am weitesten vorgeschritten: Fichte und Tanne haben überhaupt nur Langtriebe; bei der Lärche tragen beiderlei Triebe assimilierende Nadeln, bei den Kiefern aber spielen die Langtriebe nur noch die Rolle von Kurztriebträgern: ihre Blätter sind reduzierte Schuppen und die Kurztriebe allein tragen grüne Nadeln.

2. Die Kurztriebe sind so stark als Assimilationstriebe spezialisiert, dass sie gleichsam nur noch die Rolle von Blättern spielen. Sie entwickeln sich wie Blätter gleichzeitig mit ihrer Mutterachse. Dieser Fall normaler Prolepsis (d. h. Entwicklung der Seitenachse im gleichen Jahr wie die Hauptachse) ist hier eben durch die Reduktion der Langtriebblätter in chlorophyllose Schuppen veranlasst. Würde sie nicht stattfinden, so stünde der Langtrieb ein ganzes Jahr als nackter, blattloser Trieb da.

3. Nirgends ist das Auftreten der Blüten so fest geregelt, wie bei *Pinus*: männliche Blüten an Stelle der schwächeren, der Kurztriebe, weibliche an Stelle der stärkeren, der Langtriebe.

4. Die Fruchtschuppe zeigt eine Arbeitsteilung, wie sie sonst nirgends besteht: in einen unteren, samentragenden, und einen oberen, durch festen Zusammenschluss schützenden Teil, die Apophyse.

6. Pinus montana Mill., Bergkiefer.

(Bearbeitet von Schröter und Kirchner.)

Wie die übrigen *Pinus*-Arten des Gebietes, so ist auch die Bergkiefer ein mykotropher, immergrüner Wipfelbaum. Sie zeichnet sich durch reiche Vielgestaltigkeit in Wuchs und Zapfenbau, durch weitestgehende Anpassungsfähigkeit an extreme Standortsbedingungen aus, und ist der genügsamste und abgehärtetste von allen unsern Nadelbäumen. Vom stattlichen, bis 26 m hohen Baum bis herab zu einem der Erde angeschmiegten Strauch findet sich die Bergkiefer in allen Übergängen (Fig 105); sie bewohnt das schwankende Hochmoor, das trockenste Dolomitgeröll und die sonnigsten Felshänge des Hochgebirges, gedeiht aber andrerseits in Kulturen trefflich auch auf dem losen Flugsand der Dünen und dem magern Boden der Heide und ist für die Aufforstung solcher Flächen von ganz hervorragender Bedeutung geworden.[3]) Die Frage nach den ökologischen Bedürf-

[1]) Centralblatt f. d. gesamte Forstwesen. Bd. 7, 1881, S. 364.

[2]) Teichert, O. in Lebl's Illustr. Gartenzeitung. Bd. 25. 1881. S. 35.

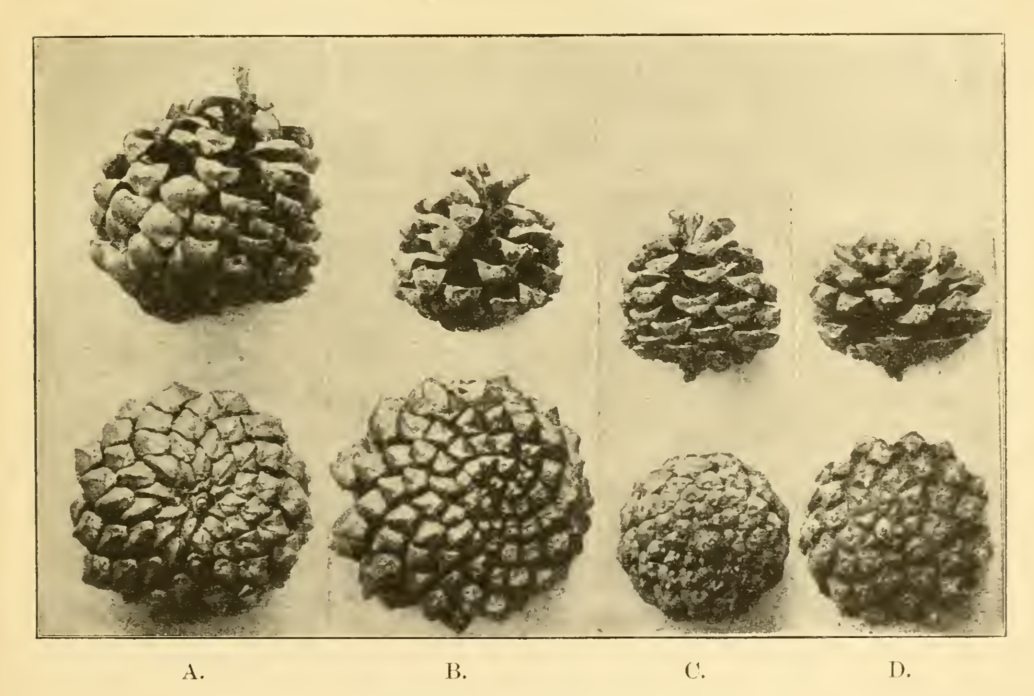
[3]) Müller, P. E. Om Bjergfyrren (*Pinus montana* Mill.). Tidsskrift for Skovbrug. Bd. 8, 9, 11. Kjöbenhavn 1887. (Auch separat im Buchhandel.) — Diese Arbeit ist neben den Untersuchungen von Willkomm die wichtigste über die Bergkiefer.

nissen und Anpassungen dieses Baumes und nach seiner geographischen Verbreitung ist so innig mit der Auffassung der Wuchsformen und Zapfenvarietäten verknüpft, dass eine orientierende Übersicht über dieselben hier vorausgeschickt werden muss.

I. Zapfenformen.

Nach dem Bau der Zapfen lassen sich folgende drei, allerdings ganz allmählich in einander übergehende Unterarten unterscheiden:

A. *P. uncinata* Antoine, Hakenkiefer (Fig. 104 A, B). Sie hat stark unsymmetrische Zapfen, welche exzentrisch gestielt, am Grunde mehr oder weniger verschmälert sind. Die Schuppenschilder (Apophysen) ragen auf der freien Seite stärker vor als auf der dem tragenden Zweig zugewandten, und sind kapuzen-



A. B. C. D.

Fig. 104. *Pinus montana.*
Zapfenformen (von Exemplaren aus dem Val Sesvenna, Unterengadin).
A. P. uncinata Ant. var. rostrata Ant. B. P. uncinata Ant. var. rotundata Ant. C. P. pumilio Haenke. D. P. mughus Scop. (Nach Schröter, Pflanzenleben d. Alpen.)

oder pyramidenförmig erhöht und nach dem Grunde des Zapfens zurückgekrümmt. Von dieser Unterart sind noch zwei Varietäten auseinander zu halten.

I. *var. rostrata* Antoine, Schnabelkiefer, mit stark hakigen Apophysen; die Pyramide, aus welcher dieser Haken besteht, ist so hoch oder höher als breit (Fig. 104 A). Vorzugsweise im Westen: Spanien, Pyrenäen, Westalpen und Schweiz.

II. *var. rotundata* Antoine (man könnte sie Buckelkiefer nennen) hat dagegen einen schwach ausgebildeten Haken an der Apophyse; die Pyramide ist weniger hoch als breit oder es ist nur das Oberfeld der Apophyse kapuzenförmig erhöht (Fig. 104 B). Die verbreitetste Abart: in den gesamten Alpen mit Ausnahme des westlichen Teiles.

B. *P. pumilio* Haenke, Zwergkiefer (Fig. 104 C): der Zapfen ist, von unten gesehen, ringsum gleichmässig ausgebildet, in der Mitte gestielt. Dabei ist die einzelne Apophyse exzentrisch gebaut, ihr Nabel liegt unter der Mitte. Vorwiegend östlich und nördlich: von der Schweiz bis Bosnien, Herzegowina und Montenegro; auch im Jura, Schwarzwald, Fichtelgebirge, böhmischen und bayerischen Wald, Riesen- und Isergebirge, Karpaten.

C. *P. mughus* Scop. (Fig. 104 D), ebenso wie die vorige, aber die Apophyse zentrisch, d. h. ihr Nabel in der Mitte des hier stets flachen Schuppenschildes. Lokalrasse der Ostalpen und Balkanländer, selten in der Schweiz, häufig in den Ostalpen und an ihrem Fusse.

II. Wuchsformen.

Eine Zusammenstellung der wichtigsten Formen zeigt Fig. 105; sie lassen sich folgendermassen gruppieren:

A. Baumform (mit deutlichem Stamm).

I. Aufrecht, einstämmig, bis 26 m Höhe erreichend (Fig. 105 A); der Wuchs ist hier eine samenbeständige, erbliche Eigenschaft. Diese Form kommt vor:

a) Ausgedehnte Wälder in subalpiner Lage bildend, bis zur Baumgrenze: Spanien (Serrania di Cuenca in Zentralspanien, Hocharragonien, Catalonien), Ost- und Zentral-Pyrenäen, Westalpen (Mont Ventoux, Hautes Alpes bes. im Briançonnais, Savoien), Schweizer Alpen (Anzeindas, Waadt, 1600 m; Planard von Lens 1650 m; Grächenwald im Saastal 1700—2000 m, ca. 50 ha; Wolfgang bei Davos 1600—1700 m; am ausgedehntesten im Ofengebiet 1800 bis 2300 m, 2600 ha), Schwaben, Oberpfalz, Böhmerwald, Südböhmen, Erzgebirge. Man hat den Anbau der stattlichen westalpinen Form in Dänemark versucht, aber sie leidet stark von *Lophodermium Pinastri*, und eine widerstandsfähige Rasse hat man noch nicht zu züchten vermocht.

b) Waldreste auf Hochmooren, bis 18 m hohe Bäume: Jura (z. B. Seignelégnier, Les Ponts, la Brevine), voralpine Hochmoore der Schweiz (Freiburg, Schwarzeneck, Einsiedeln u. a.), Niederösterreichs (im Neogenbecken von Gmünd) bis weit nach Böhmen hinein (schöne, fast reine Waldbestände).

c) Vereinzelt oder in Horsten zwischen Legföhren auftretend; häufig in den Schweizer Alpen, nur vereinzelt in Tirol, fehlt völlig im Legföhrengürtel der Sudeten und Karpaten.

II. Mehrstämmig, aufrecht (Fig. 105 B): sehr häufig im Gebiet der hochstämmigen Form, besonders auf sonnigen Felshängen, auf Schuttkegeln, aber auch auf Hochmooren; sie beginnt eine Übergangsreihe zur Legföhre, bedingt durch Niederliegen der Seitenstämme (Fig. 105 F). Die dänischen Kulturen der Bergkiefer bestehen hauptsächlich aus dieser mehrstämmigen Form, bei der freilich später meist ein Stamm die Führung übernimmt; aber auch dieser herrschende Stamm ist am Grunde krumm gewachsen [1]). Sie ist, soweit man ihre Abkömmlinge verfolgen kann, in hohem Grade samenbeständig; die im norddeutschen Dünenbau verwendeten Exemplare stammen aus dänischem Samen und gehören derselben Form an. Daneben fand Müller (a.a.O.) in Dänemark in geringer Zahl die ganze übrige Reihe der Wuchs- und Zapfenformen

[1]) Die ersten Samen wurden nach Oppermann i. J. 1798 von Eisenach in Dänemark eingeführt, sie stammten nach Müller's Vermutung aus dem Erz- oder Fichtelgebirge; die Form ist die mitteldeutsche *rotundata*.

von der typischen einstämmigen *rostrata* bis zur ganz legföhrenartigen *mughus*; sie stammen aber z. T. nachweislich aus späteren Sameneinführungen, sodass sie zu Schlüssen über Variationsbreite der Abkömmlinge derselben Rasse nicht zu verwenden sind.

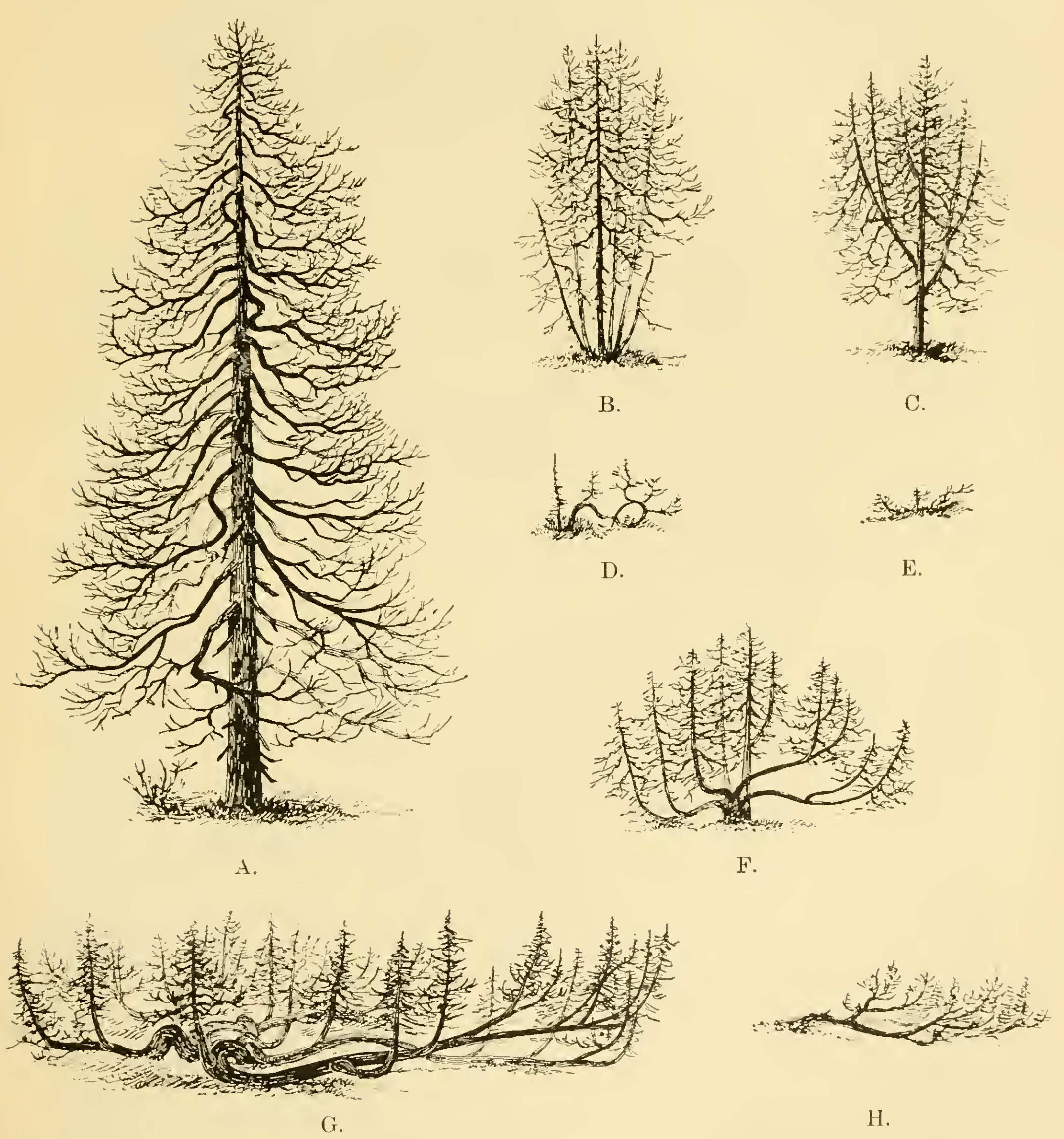


Fig. 105. *Pinus montana.* Wuchsformen, 1 : 100.

A. Grösste und breitkronigste Baumform der Pyrenäen und Westalpen, 20 m hoch. B. Mehrstämmige, C mehrwipfelige Form der Bergwälder, 8 m hoch. D, E. Kümmerform („Kuscheln") auf Hochmooren, 0,5—2 m hoch. F. Übergangsform zwischen Baumform und Legföhre, 5 m hoch. G. Riesenexemplar der Legföhre, 2,5 m hoch, 16 m Kronendurchmesser. H. Extrem einseitig ausgebildete Windform der Legföhre. (Nach Schröter.)

III. Mehrwipfelige Kandelaberform (Fig. 105 C), mit oder ohne Verletzung des Hauptgipfels; häufig zwischen I.

IV. Kurzstämmige, dicht buschig beastete Form; so als Glazialrelikt auf den Molasse-Vorbergen der Schweizer Alpen (Uto, Albis bei Zürich u. a.) und auf jurassischen Felsklippen (Ravellenfluh bei Oensingen).

V. Niederliegende, einstämmige Windform; an windoffenen und schneedruckgefährdeten Orten von Müller festgestellt (Fig. 105 H).

VI. Reduzierte Kümmerform (Fig. 105 D, E) der nassen Hochmoore (Kuscheln oder Kusseln), in allen Übergängen zur Baumform beobachtet: keine erbliche, sondern eine Standortsform, die bei Entwässerung der Moore in die Baumform übergeht (Willkomm).

B. Buschform (ohne Hauptstamm).

I. Typische Legföhre (Fig. 105 G): vom Wurzelhals aus gehen radial nach allen Seiten mit dem ebenfalls liegenden Hauptstamm gleichwertige Äste, die sich in knieförmiger Biegung nach oben wenden (daher Knieholz, Krummholz) und eine förmliche Schale bilden. Vorkommen:

a) Als Standortsform auf ungünstigen Lokalitäten der Westalpen im Gebiet der aufrechten *uncinata* subsp. *rostrata* (Müller, a. a. O. S. 22).

b) Als erbliche Varietät im Legföhrengürtel der Alpen von der Schweizer Grenze bis zum Wiener Schneeberg, immerhin gemischt mit aufrechten Formen; sie tritt in allen Zapfenformen auf (in der Schweiz vorherrschend *rotundata*, in den Ostalpen *pumilio* und *mughus*; *rostrata* ist selten).

c) Als erbliche und sehr konstante Wuchsform bei der Sudeten- und Karpathenrasse, meist als *pumilio*.

Es ist von nicht geringem Interesse, zu sehen, wie die verschiedenen Autoren die Wuchs- und Zapfenformen von *P. montana* aufgefasst haben. Willkomm (Beiträge zur Forstbotanik. I. Versuch einer Monographie der europäischen Krummholzkiefern. Jahrb. der Forstakademie zu Tharand. Bd. 14. 1861. S. 168—258. Willkomm verarbeitete in diesem grundlegenden Aufsatz auch die ihm von Th. Hartig im Manuskript zur Verfügung gestellten, mit den seinigen übereinstimmenden Beobachtungen) unterschied zuerst klar die Bergkiefer von *P. silvestris*. Er stellte die oben erwähnten drei Unterarten, aber als eben so viele Arten, auf; bezüglich der Wuchsformen ist er der Meinung, dass sie lediglich von den Standortsverhältnissen bedingt seien.

Sendtner (Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns. 1854, S. 523—530) unterscheidet in den bayerischen Alpen scharf zwischen zwei Formen, die aber nur nach ihrem Vorkommen und ihren Bodenansprüchen, nicht nach morphologischen Merkmalen verschieden sein sollen. Die Kalkpflanze nennt er *P. mughus* Scop. (wenn sie aufrecht wächst: *var. obliqua* Sauter); die kalkfeindliche Pflanze der Hochmoore bezeichnet er als *P. pumilio* Haenke (wenn aufrecht: *var. uliginosa* Neumann). Diese „Arten“ Sendtners sind mit denen Willkomms keineswegs identisch; Willkomm sagt, dass auf Kalk wie auf Mooren seine sämtlichen drei Arten vorkommen können.

O. Heer (Föhrenarten der Schweiz. Verh. d. schweiz. naturf. Ges. 1862) vereinigt die Willkomm'schen Arten als Abarten zu einer Art und sieht die Wuchsformen teils als Standortsmerkmal, teils als erblichen Artcharakter an. Er unterscheidet: *P. uncinata*, die Hakenföhre, mit aufrechtem Stamm, auf mineralischem Boden wachsend; *P. uliginosa*, die Moorkiefer, mit einfachem oder mehrfachem Stamm, auf Hochmooren; *P. humilis*, die Legföhre, mit unsymmetrischen, und *P. pumilio*, die Zwergföhre, mit symmetrischen Zapfen.

Christ (19) schliesst sich in der Unterscheidung der Formen an Heer an: auch er unterscheidet die aufrechte baumförmige *uncinata*, die „schiefe“ Sumpfform *uliginosa* und die Legföhre *pumilio*.

Drude (36) nimmt einen ähnlichen Standpunkt ein; er gruppiert so: *uncinata rostrata* ist die Baumform des Hartbodens, *uncinata rotundata* die Sumpfform, *pumilio* die Legföhre der Alpen, *mughus* eine lokalisierte Rasse derselben.

P. E. Müller (a. a. O. S. 146 ff.), der nach Willkomm die eingehendsten Studien über die Bergföhre durch Beobachtungen in allen ihren Heimatgebieten angestellt hat, kommt hauptsächlich nach geographisch-biologischer Methode zu folgender Umgrenzung: Rasse A ist die „Riesengebirgsform“, die rein buschförmige typische Legföhre, wie sie in den Karpathen, Sudeten, Isergebirge und Lausitzergebirge, also in einem Gebirgsbogen von etwa 15 Längengraden herrscht; Zapfen kaum variierend, stets symmetrisch, ohne Haken; also typische *pumilio*. Rasse B ist diejenige der Westalpen und Pyrenäen, eine ursprünglich hochnordische oder subalpine Form, deren jetzige Heimat durch Fernhalten gefährlicher Rivalen die Erhaltung der Baumform begünstigt hat; unter ungünstigen Verhältnissen wird aber auch diese Form niedrig oder legföhrenartig. Hier wäre also der Legföhrenwuchs eine Wirkung des Standortes! Rassengruppe C besteht aus zahlreichen Lokalrassen der Zentralalpen von dürftigerer Entwicklung als B, aber von günstigerer als A; die Variation der Zapfen umfasst die gesamte Formenreihe, immerhin mit Vorherrschen der *uncinata rotundata*. — Diese drei geographisch charakterisierten Hauptformen lassen sich nach Müller immerhin ganz gut in die Willkomm'sche Einteilung einreihen: die Dauphiné-Form gehört im allgemeinen zur *uncinata-rostrata*-Gruppe, diejenige des Rhein- und Donaubeckens zur *uncinata-rotundata*, die Sudeten-Karpathen-Form zu *pumilio*. „Es sind aber diese Rassen nicht durch systematische Merkmale zu unterscheiden, sie lassen sich kaum anders charakterisieren, als durch die Art ihres Variationskreises und durch habituelle Eigentümlichkeiten.“ (Müller a. a. O. S. 158.)

Die drei Heer'schen Variationen mit unsymmetrischen Zapfen, seine *uncinata*, *uliginosa* und *humilis*, sind wohl alle als Lokalvarietäten der *rotundata*-Gruppe aufzufassen; die *pumilio* der Alpen ist schwierig zu beurteilen, vielleicht ist auch sie nur eine Lokalvarietät.

„Zweifellos hat die Sudetenrasse so nahe Verwandte auf den Kämmen des Böhmerwaldes und den über der Waldgrenze liegenden Bergen der bayerischen, tiroler und östlichen schweizer Alpen, dass es willkürlich wäre, eine scharfe Grenze zwischen den südlichen und nördlichen Formen dieser Rasse zu ziehen, um so mehr als das Vorkommen überall dasselbe ist: ein Strauchgürtel oberhalb der Waldgrenze. Dieser Legföhrengürtel fehlt völlig in der Dauphiné und den Pyrenäen, während buschförmige Individuen auf mageren Stellen sich innerhalb der Bergföhrenzone überall finden. Die eigentliche *pumilio*-Rasse ist aber entschieden eine nördliche und nordöstliche Form (s. auch Christ), und nichts hindert uns, anzunehmen, dass die subarktische Legföhrenzone der Glazialperiode sich in Mitteleuropa über der Baumgrenze erhalten hat. Aber wenn wir jetzt die *pumilio*-Rasse in den Alpen stärker variieren sehen, als in den Sudeten, und wenn wir uns erinnern, dass diese Standorte auch die Buche zu einer analogen Zwergform umgestalten, so liegt es nahe, die Ursache für die stärkere Variation der Legföhre in den Alpen darin zu sehen, dass die typischen *pumilio*-Formen in den Alpen stark gemischt sind mit Zwergformen der hier (nach Heer) herrschenden *rotundata*. Es sollte nicht schwer sein, zu entscheiden, ob der alpine Legföhrengürtel wirklich nur aus *rotundata*-Formen besteht, welche durch den Standort zu Legföhren geworden sind. Der Kampf ums Dasein mit den andern Bäumen gibt uns den Schlüssel für das Verständnis der Mannigfaltigkeit der Formen in diesem Gebiet: die baumartige Bergkiefer hat jedenfalls früher eine grössere Verbreitung gehabt; sie wurde infolge ihres langsamen Wachstums, ihres Lichtbedürfnisses und ihrer Genügsamkeit zurückgedrängt auf Stellen, wo die Tannen nicht wachsen können, nämlich an die für irgend eine Waldvegetation schlechten Stellen, über die Höhengrenze des Waldes, an Orte von zu geringer Luftfeuchtigkeit, an windgefegte Stellen, nördlich und westlich vom Ausbreitungsgebiet der Zirbelkiefer, im ganzen also an exzentrische Örtlichkeiten. Der Einfluss der Standorte auf die Form kann aber einerseits Standortsmodifikationen

hervorgerufen, andererseits Legföhren gezüchtet haben, ohne dass die ursprüngliche Baumform zu verschwinden brauchte; so kann der Buschcharakter erblich oder Standortsform sein, mit allen Übergängen." (Müller a. a. O.)

Die Bergkiefer gehört zu den Lichtholzarten, jedoch in weniger ausgeprägtem Masse, als die gemeine Kiefer; sie schliesst sich in dieser Beziehung ihren etwas weniger lichtbedürftigen Geschlechtsgenossen, wie Schwarzkiefer, Weymouthskiefer und Arve, an (30). Badoux[1]) fand bei Versuchen mit Beschattung durch Deckgitter, dass 5jährige Legföhrenpflanzen im Vergleich mit *Pinus silvestris*, *P. nigra* und *Picea excelsa* unter verschiedenen Beschattungsgraden folgende Höhen erreichten:

Beschattungsgrad	Höhe in cm			
	P. montana:	*P. silvestris*:	*P. nigra*:	*Picea excelsa*:
2/3	32.9	43,3	38,1	55,5
1/2	54.2	78.8	63.5	64,1
1/4	62.1	94,5	81.7	57.4
0 (frei)	60.3 u. 66.6	103 u. 121	79 u. 88	62 u. 66

Das geringere Lichtbedürfnis der Bergkiefer gegenüber der gem. Kiefer geht auch aus ihrem Habitus hervor: die Nadeln bleiben länger an den Zweigen sitzen, die unteren beschatteten Äste sterben nicht ab; der Baum erträgt einen viel höheren Grad des Bestandesschlusses, namentlich die Legföhrendickichte sind oft ausserordentlich schattend und doch kommen die jungen Pflanzen gut auf: auch die Beschirmung durch Lärche, Birke, Arve und licht stehende Fichten wird gut ertragen (30). Den Schatten geschlossener Rot- und Weisstannenwälder erträgt die Bergkiefer nicht; hier unterliegt sie und flüchtet sich auf die Standorte, welche den anspruchsvollen Tannen zu dürftig sind, z. B. im Ofengebiet auf die sterilen Kalkhalden und auf das Areal über der Fichtengrenze, in Südbayern auf die Bergkämme, wo Wind und Schneedruck die Fichte ausschliessen, in Böhmen auf die nassen Hochmoore, auf die Blockwildnisse des Steinmeeres und windgefegte Kämme (Müller). Die verschiedenen Varietäten sind vielleicht auch in Betreff des Lichtbedürfnisses auseinanderzuhalten. Müller fand die Hakenkiefer der Westalpen wenig lichtbedürftig. Die reinen Wälder aus baumförmigen Bergkiefern, wie sie in typischer Entwicklung bei Briançon von diesem Autor studiert wurden, zeigen aus einiger Entfernung eine auffallende Ähnlichkeit mit Fichtenwäldern: die schlanken Stämme stehen ziemlich dicht, ihre pyramidalen Kronen gleichen denen der Fichten, der starke Schatten und der beinahe nackte Waldboden erhöhen die Analogie. In einer der bestgeschlossenen Waldpartien des Bois de l'ours bei Briançon, 1946 m ü. M., ergab eine Probefläche von 422,49 qm 74 150—200jährige Stämme, nämlich

26	Stämme von	98.596	qcm durchschn. Kreisfläche und	9.42	m Höhe
23	„ „	295,788	„ „ „ „	12,56	„ „
25	„ „	512.69	„ „ „ „	14,13	„ „

Das macht pro ha 1755 Stämme mit einer Gesamt-Kreisfläche von 51,453 qm und einem Kronensatz in 2/3 der Höhe, was einem Schlussgrad und einem Schattungsvermögen entspricht, wie es bei andern europäischen Baumarten ausser den Nadelhölzern selten ist. Die Bergföhrenwälder im Ofengebiet, von denen allerdings keine genaueren Angaben vorliegen, sind nach meinem Eindruck viel lichter.

[1]) Mitteilungen d. schw. Centralanstalt f. d. forstl. Versuchswesen. Bd. 6. 1898. S. 29.

Die Bodenansprüche der Bergkiefer sind ausserordentlich gering, und ihre Anpassungsfähigkeit geht sehr weit: sie gedeiht auf trockenen und nassen Verwitterungsböden von Granit, Gneiss, Glimmer- und Tonschiefer, Serpentin, Porphyr, Kalk, Dolomit, Mergel, Sandstein und auf Hochmooren, in der Kultur auf dem Flugsand der Dünen, dem Humusboden der Heiden und dem steinigen sterilen Kiesstrand. Dagegen erträgt sie keinen Gras- und Krautwuchs, der Boden muss offen sein.

Das Verhalten der Bergkiefer zum Kalkgehalt des Bodens ist in verschiedenen Gegenden ihres Areals sehr verschieden. Darüber liegen folgende Beobachtungen vor. In den französischen Alpen (Dep. Hautes-Alpes und Drôme, besonders im Briançonnais) stocken die ausgedehnten Hochwälder von baumförmiger Hakenföhre (*P. uncinata* Ram.) vorwiegend auf Jurakalk. In der Umgegend von Aiguilles (ebenda) fehlt der Baum völlig auf Talkschiefer, tritt aber sofort auf, sobald Kalk und Marmor den Boden bilden (Müller). Der grosse Bergkieferwald von Grächen im Nicolaital besiedelt Glanzschiefer, derjenige von Wolfgang bei Davos sterilen, flachgründigen Serpentinboden. Im Ofengebiet findet sich die Bergkiefer vorwiegend auf Dolomit, fehlt aber auch auf dem Gneis nicht, ebenso im Oberengadin. In den bayerischen Alpen findet Sendtner seine *P. mughus* nur auf Kalk, die *pumilio* auf Hochmooren; in den Karpathen tritt dagegen das Krummholz auf den Silikatgesteinen in üppigerer Entwicklung auf, als auf dem Kalk, den es übrigens nicht völlig meidet (Pax).

Auch die Wärme- und Feuchtigkeitsansprüche des Baumes bewegen sich innerhalb weiter Grenzen; unweit Lugano, bei Villa, kommt er bei 935 m und einer mittleren Jahrestemperatur von 7,7° C wild vor, und andrerseits steigt er als Legföhre in den Alpen des Engadins bis zu 2400 m, wo er (von Sils aus berechnet) etwa eine mittlere Jahrestemperatur von 1,92° C, eine mittlere Julitemperatur von 7,6° C geniesst. Nach 10jährigen Beobachtungen im Wiener botanischen Garten schlägt die Bergkiefer dort im Mittel am 23. Mai aus und beginnt am 24. Mai zu blühen. Gegen Frost ist sie sehr wenig empfindlich, selbst als junge Pflanze: Gerhardt[1]) berichtet, dass im Winter 1898/99, welcher mit seinen schroffen Temperaturwechseln nicht nur an der Ostseeküste, sondern fast überall im Binnenlande Ostpreussens die gemeine Kiefer in den Saat- und Schulkämpen und in den Freikulturen bis zum 10jährigen Alter sehr stark mitnahm, die Bergkiefer fast gänzlich unberührt geblieben sei. Ähnliches melden Hauch und Oppermann[2]) aus Dänemark.

Auch gegen den Wind, selbst den salzgeschwängerten Seewind, ist der Baum in hervorragender Weise unempfindlich; im Hochgebirge besiedelt er die exponiertesten Windecken und am Meere leidet er selbst unmittelbar hinter der Vordüne und auf hoch vorragenden Dünenkuppen sehr selten. Deshalb verwendet man die Bergkiefer beim Dünenbau überall dort, wo keine andre Holzart standhält, wo gemeine Kiefer, Schwarzkiefer und Fichte erliegen, d. h. an allen trocknen, der See und den vorherrschenden Winden, sowie der Sonne zugewandten Erhebungen und Abdachungen, sodann unmittelbar hinter der Vordüne und auf solchen ebenen Stellen, welche aus feinkörnigem, staubigem, für Regen unempfänglichem Sandboden, oder aus Steingeröll oder ausgewaschenem Grund bestehen (Gerhardt a. a. O.). Für Dänemark gilt die Bergkiefer als die sicherste forstliche Kulturpflanze, obgleich sie nur an die dürftigsten Standorte gepflanzt wird (Hauch und Oppermann, a. a. O.).

---

[1]) Gerhardt, P. Handbuch des deutschen Dünenbaus. Berlin 1900. S. 461.

[2]) Hauch, L. A. og Oppermann, Handbog i Skovbrug. Kopenhagen 1900. – Ich verdanke die Mitteilung dieser und anderer dänischer Arbeiten der Freundlichkeit des Herrn Forstrat P. E. Müller.

Dazu kommt ihre grosse Lebenszähigkeit und Reproduktionskraft: Bäume, welche mehrere Jahre hintereinander auf grösseren Flächen von der Kiefernblattwespe vollständig kahl gefressen worden waren, überwanden die Beschädigung in ganz kurzer Zeit und zeigten nach 3 Jahren wieder ganz normale Benadelung und Triebbildung (Gerhardt a. a. O.). In Dänemark wird der Baum deshalb häufig in dichter Pflanzung als Hecke verwendet, da er den Heckenschnitt gut erträgt [1]).

Die Feuchtigkeitsverhältnisse der natürlichen Standorte der Bergkiefer sind ausserordentlich verschieden: man vergleiche das trockne und heisse Dolomitgeröll in den niederschlagsarmen Westalpen oder im Ofengebiet mit dem schwappenden Hochmoor oder mit der regen- und nebelschwangern dänischen Westküste. Die Bergkiefer begleitet den ausgesprochensten Kontinentalbaum unserer Alpen, die Lärche, und gedeiht andererseits im atlantischen Klima der Nordseeküste; sie wächst im trocknen Zentralspanien, auf dem isolierten Mont Ventoux in der Provence, und anderseits in der feuchten voralpinen Hochmoorzone der Schweizer Alpen.

Die verschiedenen Forscher finden sich mit diesen Tatsachen auf sehr verschiedene Weise ab. Willkomm erklärt die Bergkiefer für absolut indifferent gegen die Unterlage; eine bedeutende Menge atmosphärischer Niederschläge und Luftfeuchtigkeit seien ihre Haupterfordernisse. Sendtner macht kurzer Hand aus den Bergkiefern des Kalkes und der Moore zwei verschiedene Arten (*P. mughus* und *pumilio*), die man aber morphologisch nicht unterscheiden kann. Christ nimmt an, dass der Baum trocknen Standort, rasch abfliessendes Wasser verlangt und sich deshalb im Kalkgeröll der Alpen gefällt, aber unser Urgebirge verschmäht, weil es besonders in der alpinen Region eine übermässige Bodenfeuchtigkeit besitzt; in der alpinen Granitregion der Karpathen ermöglicht es dagegen die Trockenheit des durch geringe Niederschläge und mächtige Windwirkung ausgezeichneten Klimas der Legföhre, auch auf Granit zu wachsen.

P. E. Müller geht auch hier von der Anschauung aus, dass für die Verbreitung der Bergkiefer nicht ihre direkten Ansprüche an Klima und Boden entscheidend seien, sondern die Konkurrenz mit andern anspruchsvolleren, rascher wachsenden und stark schattenden Bäumen, namentlich mit der Fichte. Ihnen gegenüber ist die Bergkiefer durch ihr langsameres Wachstum und ihr grösseres Lichtbedürfnis im Nachteil und wird deshalb überall auf die schlechteren Standorte zurückgedrängt, wo die Konkurrenten nicht mehr zu gedeihen vermögen. Nach dieser Anschauung ist sie ein Baum von höchster Indifferenz in seinen Ansprüchen, der gleichsam nur als Lückenbüsser die Räume füllt, die andere verschmähen. Damit erklärt Müller auch ihr Fehlen im nördlichen Europa, wo sie in Kulturen so trefflich gedeiht [2]).

Schimper (**166**) spricht im allgemeinen für solche Fälle, wo nahe verwandte oder scheinbar identische Formen, wie hier die Bergkiefer des Kalkgerölles und des Hochmoores, sich so entgegengesetzt verhalten, die Vermutung aus, dass es sich dabei um zwei verschieden angepasste Formen, eine „Kalkform"

[1]) Burkhardt, H. Aus dem Walde. 10. Heft. 1881, S. 69.

[2]) Indessen muss es als eine bemerkenswerte Tatsache hervorgehoben werden, dass *P. montana* trotz reichlicher Samenproduktion in den norddeutschen Dünen noch nie spontanen Nachwuchs erzeugt hat; vielleicht liegt also der Grund ihres Fehlens nicht in den Ansprüchen der erwachsenen Pflanze, sondern des Keimlings. In Dänemark allerdings wird nach Hauch und Oppermann (a. a. O. S. 482) in älteren Anpflanzungen hin und wieder natürlicher Anflug gefunden, sodass man neben dem allgemein üblichen Kahlschlagbetrieb auch Plänterbetrieb mit natürlicher Verjüngung empfohlen hat.

und eine kalkfliehende „Kieselform“ handle; wenn diese Anschauung für die Bergkiefer gerechtfertigt ist, so hätten wir es bei ihr mit zwei sog. „biologischen Arten“ zu tun, die sich nur durch ihre Ernährungsweise, aber durch keine äusseren Merkmale unterscheiden lassen, denn dieselben Zapfenvarietäten finden sich auf den verschiedensten Unterlagen.

Eine Eigenschaft allerdings, das muss hervorgehoben werden, haben alle Wuchsorte der Bergföhre gemeinsam, nämlich die Armut an assimilierbarem Stickstoff im Boden; Kalkfels, Kalkgeröll und Dünensand weisen überhaupt sehr geringen Stickstoffgehalt auf, und im Humus des Hochmoores ist er in einer schwer zugänglichen Form enthalten. Gegen Stickstoffarmut des Bodens ist aber nach den neuesten Untersuchungen Müllers (vgl. S. 220) die Bergföhre ganz besonders ausgerüstet durch ihre Fähigkeit, den Stickstoff der Luft mit Hilfe ihrer endotrophen Mykorrhiza zu assimilieren.

Hinsichtlich der geographischen Verbreitung von *Pinus montana* ist in Ergänzung des oben bei den Wuchsformen erwähnten zu bemerken, dass sie ein Baum der mittel- und südeuropäischen Gebirge ist, der in west-östlicher Richtung von der Serrania di Cuenca in Zentralspanien bis in die Alpen der Bukowina und bis auf die Gebirge der nördlichen Türkei (Perim-Dagh in Makedonien), in südnördlicher Richtung vom Monte Majella in den Abruzzen (vereinzeltes Vorkommen!) bis nach der Lausitz geht. Die nördliche Grenze spontanen Vorkommens in Deutschland ist durch die Verwechselung alter Anpflanzungen mit ursprünglichen Standorten etwas unsicher geworden: Ascherson und Graebner bezeichnen folgende Standorte als sicher angepflanzt: bei Bremen, im Oldenburgischen, am Inselsberg in Thüringen, an der sächsisch-böhmischen Grenze zwischen Seifhennersdorf und Georgswalde westl. Zittau. Das Indigenat im Rhöngebirge und bei Schnaittach östlich von Nürnberg erscheint kaum wahrscheinlich.

Die Höhengrenzen der Bergkiefer sind folgende [1]): Pyrenäen und Arragonien (u) 975—1735 m, Zentral- und Ostpyrenäen (u) 1592—2500 m, Mont Ventoux (u) Nordhang 1337—1625 m, Südhang 1478—1810 m, Dauphiné (u) 1462—2537 m, Schweizer Alpen (u, p u. mu) tiefster Standort 500 m (Glazialrelikt im Jura), 600—1800 m auf den Hochmooren, 1800—2400 im Gebirge, Schwarzwald (u u. p) 552—1462 m, Bayerische Alpen (u u. p) 650—2210 m, Oberfranken (u) 422—650 m, Fichtelgebirge (u) 650—975 m, Erzgebirge (u) 536—910 m, Bayerischer Wald (p) 634—1462 m, Böhmerwald (p) bis 1462 m, Isergebirge (p) 650—812 m, Riesengebirge (p) 1267—1595 m, Glatzer Gebirge (u) bis 825 m, Südböhmen (u u. p) 325—975 m, Karpathen (p) 1300—1950 m, Bihariagebirge (p) 1470—1770 m, Tiroler Alpen (u u. p) 812—2372 m, Kärnten (mu) 910—970 m, Monte Baldo (mu) 1720—1905 m, Abruzzen 1820—2695 m. Die gesamte Höhenverbreitung bewegt sich also zwischen 165 m (Pfarrbruch bei Thommendorf in Schlesien, *P. uncinata*) und 2695 m (M. Amaro in den Abruzzen, *P. pumilio*). Die beiden Hauptformen, baumartige Hakenkiefer und Legföhre, zeigen mit Bezug auf die Verschiebung der oberen Grenze gerade entgegengesetztes Verhalten. Der Baum steigt am höchsten im Westen, die Legföhre dagegen im Osten und Süden ihres Verbreitungsbezirkes. Die tieferen Vorkommnisse beziehen sich teils auf Hochmoore, teils auf Glazialrelikte.

Die Untersuchungen Sendtner's in Bayern zeigen, dass die Bergkiefer die südwestlichen, südlichen und westlichen Hänge den nordöstlichen, nördlichen und östlichen vorzieht; am Mont Ventoux (s. oben) zeigt sich ebenfalls die Bevorzugung des Südhanges sehr deutlich.

---

[1]) Grösstenteils nach Willkomm (224); Moor- und Gebirgsstandorte sind nicht auseinandergehalten. — u bedeutet *P. uncinata*, p = *P. pumilio*, mu = *P. mughus*.

In drei Pflanzenformationen bildet die Bergkiefer den tonangebenden Bestandteil: im Bergkieferwald auf Hartboden, im Hochmoorwald und im Legföhrengebüsch. Die Ähnlichkeit, welche der erstere in den Westalpen nach P. E. Müller mit einem Fichtenwald bietet, ist oben bereits erwähnt worden. Ein etwas anderes Bild zeigen die Bergkieferwälder im Ofengebiet (vergl. Fig. 112). Hier stocken in einer Meereshöhe von ca. 1750—2100 m auf schwer verwitterbarem Dolomit im Spöltal und am Ofenpass bis hinunter nach Cierfs im Münstertal beinahe reine Bestände von ca. 2600 ha Ausdehnung, der Gemeinde Zernetz gehörig. Sie gehen nach unten allmählich in eine höchst interessante Mischung säntlicher schweizerischen Nadelhölzer über; die Bergkieferwälder sind meist ziemlich licht, die Bäume meist schlank, schwach beästet, mit lockerer, schmal pyramidaler Krone, weniger hoch als in den Westalpen und viel häufiger als dort mehrstämmig. Der Boden ist gut bewachsen; von Sträuchern finden sich: *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *Thymus serpyllum*, *Salix reticulata*, *Juniperus nana*, *Sorbus chamaemespilus*, *Daphne striata* besonders reich und üppig entwickelt, *Arctostaphylos uva ursi*, *Polygala chamaebuxus*, *Helianthemum oelandicum*, *Globularia cordifolia*, *Erica carnea*, *Dryas octopetala*. Ein reicher Teppich von Gräsern und Kräutern breitet sich an lichteren Stellen: *Poa alpina*, *Sesleria caerulea*, *Scirpus caespitosus*, *Anthyllis vulneraria*, *Hippocrepis comosa*, *Lotus corniculatus*, *Kernera saxatilis*, *Biscutella laevigata*, *Senecio abrotanifolius*, *S. doronicum*, *Hieracium pilosella*, *H. auricula*, *Aster alpinus*, *Bellidiastrum Michelii*, *Veronica saxatilis*, *Silene acaulis*, *Campanula Scheuchzeri*, *Saponaria ocymoides*, *Gentiana acaulis*, *G. verna* u. a.

Die Bergföhrenwälder auf den Hochmooren zeigen einen sehr gleichmässigen Charakter; Beck[1]) beschreibt sie aus Niederösterreich wie folgt: „Man erblickt ringsum nur aufrechte, verschieden alte Bäume mit grau berindetem geradem Hauptstamm, welcher bis 18 m Höhe und bis 25 cm Dicke erreicht und eine stumpf pyramidenförmige Krone trägt, die sich aus wagrecht abstehenden, schlangenartig gekrümmten, dicht und dunkelgrün benadelten Zweigen zusammensetzt. Als Unterholz finden sich überall die rundlichen Büsche des Sumpfporstes (*Ledum palustre*) und üppiger Nachwuchs der den Hochwuchs bildenden Föhre. Aus den schwellenden, den Boden lückenlos überdeckenden *Sphagnum*-Polstern ragen beerentragende *Ericaceen*, halbversenkt in Torfmoose, hervor, wie *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis idaea*, dann *Andromeda polifolia*, weiter *Calluna vulgaris* und die ins Moos eingebetteten, zierlichen Glöckchen von *Oxycoccos palustris*; hie und da grüssen noch die silberweissen Köpfchen des in dichten Rasen stehenden *Eriophorum vaginatum*." Die ausgedehnten Hochmoore des schweizerischen Kettenjura zeigen manche prächtige Hochmoorwaldreste, so im „Bois des Lattes" auf dem Hochmoor von Les Ponts bei 1000 m ü. M. im Neuenburger Jura[2]). Die Stämme sind 15—20 m hoch, zeigen in Brusthöhe Durchmesser von 20—25 cm und sind meist locker beästet. Am Rande des Waldes ist *Betula nana* als Unterholz üppig entwickelt, bis 60 cm hoch, neben dem blaugrünen, bis 70 cm hohen *Vaccinium uliginosum*. Noch ausgedehnter ist das Pinetum bei der „Moulin de la Gruère" bei Saignelégier im Berner Jura, bei 1000—1010 m gelegen; es umsäumt einen düsteren, künstlichen See und besteht aus 7—10 m hohen Sumpfkiefern mit bis 45 cm Durchmesser in Brusthöhe. Nach Fankhauser[3]) zählte man im Jahre 1873 hier 14140 Kiefern. Am Boden des Waldes breiten sich die Polster eines Sphagneto-Eriophoreto-

---

[1]) Beck, Günther. Die Torfföhren Niederösterreichs. Annalen d. naturhist. Hofmus. III, 73.

[2]) Vgl. Früh und Schröter, Die Moore der Schweiz. Bern 1904. S. 84 u. 462.

[3]) Schweiz. Zeitschrift für Forstwesen. 1903, S. 228.

Vaccinietums aus (*Sphagnum cymbifolium, S. acutifolium, Eriophorum vaginatum, Andromeda, Oxycoccos, Vaccinium uliginosum, V. vitis idaea*) mit *Melampyrum silvaticum* oder Gestrüpp von *Calluna vulgaris*, unterbrochen von den hellen Kissen des *Leucobryum glaucum*, oder grosse Bestände der Heidelbeere, gemischt mit *Lonicera caerulea, Equisetum silvaticum, Epilobium spicatum, Populus tremula;* überall sticht *Carex pauciflora* heraus, die Gräben sind eingefasst von *Carex vesicaria, C. canescens, Comarum palustre; Cetraria islandica, Cladonia rangiferina* und am Rande des Moores grünende, 1/2 m hohe *Betula nana* vervollständigen das Bild eines typischen Hochmoores. — An zu nassen Stellen des Hochmoores verkrüppeln die Kiefern zu kläglichen Jammergestalten, den „Kuscheln“ oder „Kusseln“.

Vom Legföhrenwald der Alpen hat Kerner (91) eine klassische Schilderung gegeben, die sich auf das Achental und Ötztal im nördlichen Tirol bezieht. „Der Legföhrenwald zeigt je nach dem Alter und je nach der Üppigkeit seiner Stämme ein sehr verschiedenes Aussehen. Sein Rand ist regelmässig von einer niederen Gebüschschicht immergrüner *Ericaceen* eingefasst, in welcher die Alpenrose als die weitaus vorherrschende Pflanze erscheint. Auch durchdringt dieses Buschwerk die lichteren Legföhrengehölze häufig als eine untere Schicht und erfüllt alle offenen Plätze und Lücken, welche im Legföhrenbestand hie und da übrig bleiben. Er zeigt sich dann aus 3 Pflanzenschichten abgestuft, als deren unterste ein von abgefallenen Nadeln durchspicktes Gefilz von Moosen und Flechten, als deren zweite das Gebüsch von immergrünen Alpenrosen, Rauschbeeren, Preissel-, Heidel- und Moorbeeren, und als deren dritte Schicht endlich das dunkle Geäste der Legföhren erscheint, in das sich häufig auch noch die Gesträuche der Alpenmispel und der Vogelbeere einmischen. Wenn in den Alpen noch irgend ein Wald als Urwald angesehen werden kann, so ist es der Legföhrenwald. Da gibt es wohl noch ausgedehnte Bestände, in welche keines Menschen Fuss je eingedrungen ist. Wehe auch dem, der das Unglück hat, sich in einem dichten, ausgedehnten Legföhrenwald zu verirren! Die Schwierigkeiten, mit welchen man sich in einem tropischen Urwald Bahn brechen muss, können nicht viel grösser sein als jene, mit denen man beim Vorwärtsdringen durch einen geschlossenen Legföhrenbestand zu kämpfen hat. Manchmal sind die Legföhren so hoch, dass man selbst aufrecht stehend, noch um ein paar Fuss von ihren obersten Ästen überragt wird; man vermag dann wohl über die armdicken Stämme, deren Lage und Neigung mit der des Bodens übereinstimmt, ziemlich gut vorwärts zu klettern, vergebens aber sucht man sich dort zu orientieren und einen Ausblick zu gewinnen. Betritt man einen der bogenförmigen Äste, so beugt sich derselbe unter der Last des Körpers am Ende nieder, und man versinkt wieder trostlos unter das Niveau der dunkelgrünen Legföhrenkronen.“

„Die ausgedehntesten und typischsten Legföhrenbestände weist in der Schweiz das Ofengebiet und das Scarltal auf. Besonders die sterilen Dolomitschutthalden, welche die gewaltigen Felskolosse des Piz Madlain, Piz Pisoc und Piz Mingèr umgürten, sind stundenweit mit einem zusammenhängenden Legföhrengürtel bedeckt. Er steigt in geschlossener Phalanx bis gegen 2300 m: einzelne Vorposten dringen bis 2400 m vor.

Der Bestand ist locker genug, um an den freien Plätzen einer reichen Schuttflora Platz zu lassen: das Blaugras (*Sesleria caerulea*) verankert sich mit festen Horsten im rieselnden Schutt und festigt ihn, vereint mit der niedern Segge (*Carex humilis*); das kriechende Gipskraut (*Gypsophila repens*) bildet blütenübersäte Teppiche; unter einer Bergföhre auf dem feinen, etwas humosen Boden überrascht uns eine ganze Schar von Maiglöckchen (*Convallaria majalis*); mitten aus dem sterilen Schutt taucht eine Alpenwaldrebe auf (*Atragene*); das zweizeilige Hafergras (*Trisetum distichophyllum*) durchspinnt mit fadenartigen

langen Ausläufern den Schutt; höher oben stellt sich die fleischrote Heide ein (*Erica carnea*) und die Silberwurz (*Dryas octopetala*) überzieht ganze Flächen mit ihrem Spalierrasen.

Die Bestandteile des Unterwuchses dieses Krummholzbestandes auf Dolomitschutt sind zusammenfassend folgende:

Sträucher, Zwergsträucher und Schlingpflanzen: *Rosa alpina*, *Atragene alpina*, *Erica carnea*, *Dryas octopetala*, *Daphne striata*, *Cotoneaster vulgaris*, *Globularia cordifolia*, *Teucrium montanum*, *Arctostaphylos uva ursi*, *Thymus serpyllum*. Echte und Scheingräser: *Sesleria caerulea*, *Trisetum distichophyllum*, *Calamagrostis varia*, *Festuca rupicaprina*, *Festuca violacea*, *Festuca pumila*, *Carex humilis*. Umbelliferen: *Athamanta cretensis*, *Heracleum sphondylium*, *Laserpitium Gaudini*. Compositen: *Centaurea scabiosa*, *Crepis alpestris*, *Carduus defloratus*, *Hieracium murorum*, *Leontodon hispidus*, *Leontodon hispidus var. hastilis*, *Leontodon hispidus var. pseudocrispus*, *Senecio doronicum*, *Leucanthemum vulgare*, *Leontopodium alpinum*. Papilionaceen: *Coronilla vaginalis* (Riesenexemplare). Sonstige Kräuter: *Saponaria ocymoides*, *Polygala alpestris*, *Gypsophila repens* (Riesenteppiche), *Helianthemum vulgare*,

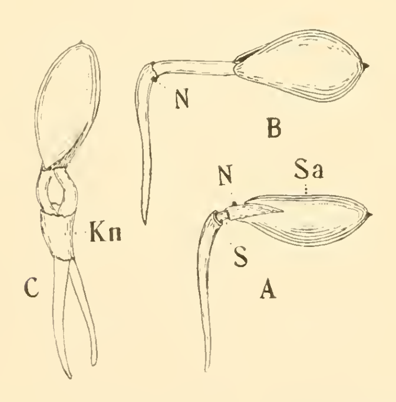


Fig. 106. *Pinus montana*. Erste Keimungsstadien.

A B Normalfälle, C ein Same mit 2 Keimlingen. — Sa Samenschale, N das schwarze Spitzchen der Kernwarze, Kn die Nucellushaut, bei S gesprengt. 2 : 1. (Orig. Sch.)



Fig. 107. *Pinus montana*. Einjährige Keimpflanze.

KK die glatten Kotyledonen; Primärnadeln mit Sägezähnchen, in der Achsel einer der untersten eine Seitenknospe. 1 : 2. (Orig. Sch.)

Campanula Scheuchzeri, *Campanula pusilla*, *Euphorbia cyparissias*, *Silene venosa*, *Biscutella laevigata*, *Galium anisophyllum*, *Epipactis rubiginosa*, aus dem nackten Geröll auftauchend. *Convallaria majalis*, *Polygonatum officinale*.

Einen anderen Charakter als diese dichten, das Geröll überwuchernden Buschwälder zeigt die Krummholzhügellandschaft auf der Alpenweide, wie sie in schönster Ausbildung z. B. im Hintergrund des Val Mingèr, einem linken Seitental des Scarltals auftritt. Die Legföhren bilden die nach allen Seiten ausladende Bekrönung von Hügeln, die 2—3 m Höhe und 5—8 m Durchmesser haben; ihnen mischen sich Alpenrosen, Zwergwacholder, Rauschbeere und Ast-

moose bei (*Rhododendron ferrugineum*, *Juniperus nana*, *Empetrum nigrum*, *Hypnum*)"[1]).

Der Same hat eine bedeutende Keimfähigkeit: 70% und höher nach Hauch und Oppermann[2]), 74% nach Stebler[3]), 95—98% nach Gerhardt[4]); Rafn[5]) fand bei *P. montana uncinata* dänischer Ernte i. J. 1902 97%, i. J. 1903 80,3% und 79,34% Keimlinge nach 30 Tagen, bei *P. montana gallica* dänischer

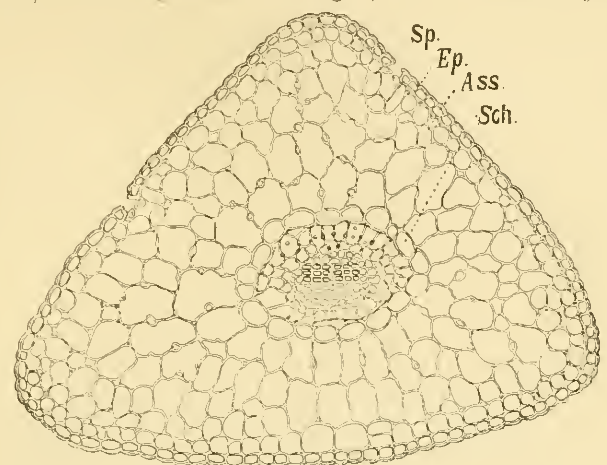


Fig. 108. *Pinus montana.* Querschnitt durch einen Kotyledon (die Aussenfläche nach unten gekehrt). 120 : 1. (Orig. Sch.)

Gegenüber dem Folgeblatt (Fig. 113) zeigt der Kotyledon folgende Unterschiede, die meist einer primitiven Struktur entsprechen: 1. Sein Querschnitt ist dreieckig; die 5—8 Kotyledonen schliessen zum Kreis zusammen, jeder entspricht also 1/5—1/8 Kreisfläche. 2. Die etwas gewölbte und breitere Aussenfläche entbehrt der Spaltöffnungen, wohl auch hier wegen ihrer Funktion als Kontaktfläche mit dem Nährgewebe; auf den beiden Seitenflächen dagegen finden sich 4—5 Längsreihen von Spaltöffnungen (Sp.). 3. Die Epidermiszellen (Ep.) zeigen den für die Gattung Pinus sonst allgemein giltigen isodiametrischen Querschnitt, die für die Folgeblätter von P. montana bezeichnende Streckung senkrecht zu Oberfläche ist noch nicht vorhanden. 4. Das Hypoderm ist durch eine subepidermale Lage kleinerer Zellen nur leicht angedeutet. 5. Das Assimilationsgewebe (Ass.) zeigt nur leise Andeutungen der im Folgeblatt so charakteristischen Membranfaltungen, Armpalissaden fehlen ganz. 6. Harzgänge fehlen (nur in einem Falle fand sich ein solcher mitten im Gefässbündel). 7. Die Trennung der beiden Gefässbündelhälften ist kaum angedeutet. 8. Die Sklerenchymbrücke zwischen den beiden Gefässbündeln fehlt völlig. 9. Das Transfusionsgewebe zwischen Bündelscheide (Sch.) und Gefässbündel, durch behöfte Tüpfel ausgezeichnet, ist nur auf der Seite des Holzteiles ausgebildet.

Ernte i. J. 1902 64%. Der Same behält seine Keimfähigkeit mehrere Jahre ohne erheblichen Verlust[4]). Die Temperatur von 17,5 bis 20° C genügt, wie bei *P.*

[1]) Aus Schröter, Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1904. S. 86 ff.

[2]) a. a. O. S. 485.

[3]) 27. Jahresber. d. schweiz. Samenuntersuchungs- und Versuchsanstalt. Zürich, 1905. Obige Zahl (74%) stellt das Mittel aus 111 Proben von Handelsware aus den Jahren 1876—1904 dar. „Dieser Mittelwert", schreibt uns Dr. Volkart, erster Assistent der Anstalt, „hat nur kommerziellen, keinen wissenschaftlichen Wert. Da wegen der sehr ungleich reichen Ernten in den verschiedenen Jahrgängen sehr viel überjähriger Same in den Handel gebracht wird, ist obige Zahl nicht als Durchschnitt der Keimkraft frischer, sondern eben der Handelsware anzusehen". In der Tat zeigte frischer Legföhrensamen vom Piz Umbrail, für die Klenganstalt von Roner in Zernetz gegesammelt, eine Keimfähigkeit von 86%.

[4]) a. a. O. S. 460.

[5]) Mitteilungen der deutschen dendrologischen Gesellschaft. 1904, S. 123. Unter *Pinus montana gallica* versteht Rafn ohne Zweifel die aufrecht-stämmige *P. montana uncinata rostrata* aus den französischen Westalpen.

silvestris, um das möglichst hohe Keimprozent zu erreichen; bei niederer Temperatur geht die Keimung langsamer vor sich und keimen nicht alle keimfähigen Samen[1]. auf eine Erhöhung der Temperatur des Keimbettes von 20 auf 30° C reagierten nach Nobbe[2]) die Samen wenig.

Die Keimung (Fig. 106) erfolgt 2—3 Wochen nach der Aussaat (30; vergl. auch Mathieu[3]) in ganz ähnlicher Weise, wie bei *P. silvestris* und *Picea excelsa* (vergl. Fig. 37. S. 109); nur reisst hier die ausgestülpte Nucellushaut öfters unterhalb der Kernwarze durch, sodass diese auf dem haubenförmig die Wurzelspitze bedeckenden vorderen Teil sitzt (Fig. 106 B). Selten finden sich Samen mit zwei Keimlingen (Fig. 106 C). Die Zahl der Kotyledonen variiert von 2 bis 8 und beträgt meist 4—6; die Angabe Willkomms, dass die *uncinata*-Formen meist sieben, die *pumilio*-Formen meist 3—4 Kotyledonen besitzen, konnte P. E. Müller (a. a. O. S. 268) bei umfassenden Zählungen nicht bestätigen. Die Kotyledonen sind ca. 20 mm lang und ganzrandig, die Primärblätter kürzer als die

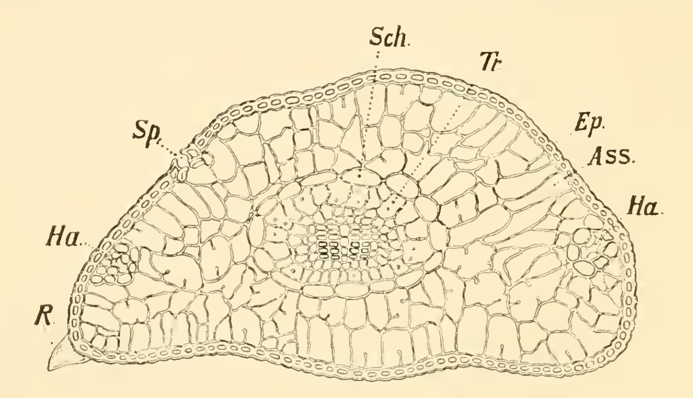


Fig. 109. *Pinus montana.* Querschnitt durch eine Primärnadel (die flache, innere oder obere Seite nach unten gekehrt). 120 : 1. (Orig. R. Klingenfuss und Sch.)
Ep. = Epidermis, Sp. = Spaltöffnung, Ha. = Harzgang, Ass. = Assimilationsgewebe, Sch. = Bündelscheide, Tr. = Transfusionsgewebe, R. = Randstachelchen.
Die Primärnadel nimmt in der Differenzierung ihrer Struktur eine Mittelstellung zwischen Kotyledon (Fig. 108) und Folgenadel (Fig. 113) ein: Die Epidermiszellen haben, wie beim Kotyledon, ein rundliches Lumen, die Spaltöffnungen sind, wie beim Folgeblatt, überall vorhanden; das Assimilationsgewebe zeigt stärkere Wandfalten als der Kotyledon, schwächere als die Folgenadel; dagegen beginnen die Armpalissaden sich zu bilden, die im Kotyledon noch fehlen; von den Harzgängen sind erst die zwei „primären" (76) kantenständigen vorhanden, die „accessorischen" („sekundären" und „tertiären" v. Wettstein's) des Folgeblattes fehlen noch; die Scheide der Harzgänge ist noch nicht sklerenchymatisch ausgebildet (vgl. auch 76); das Transfusionsgewebe ist, wie beim Folgeblatt, ringsum entwickelt; das Gefässbündel zeigt eine beginnende Trennung in zwei Hälften durch einen zwar noch einschichtigen, aber breiten Markstrahl; die Randstachelchen, die den Kotyledonen völlig fehlen, treten hier auf und bleiben beim Folgeblatt.

Kotyledonen und am Rande feinborstig (Fig. 107). Über den anatomischen Bau der Kotyledonen und Primärblätter im Vergleich zu den Folgeblättern s. Fig. 108 und 109 und die Figurenerklärung. Die Primärblätter bedecken den ganzen ersten Jahrestrieb der Keimachse und ihrer Seitensprosse und gehen am zweiten Trieb von Haupt- und Seitenachsen[4]) allmählich in die schuppenförmigen Nieder-

[1]) Jaschnow nach Botan. Jahresber. Bd. 13. 1885. Abt. 1. S. 20.

[2]) Nach Botan. Jahresber. Bd. 18. 1890. Abt. 1 S. 18.

[3]) Mathieu, A. Flore forestière. Ed. IV. par G. Fliche. Paris et Nancy. 1897. p. 595.

[4]) Durch diese Eigentümlichkeit, dass auch an den Seitenachsen des zweiten Jahrestriebes einfache Nadeln auftreten, unterscheiden sich *P. montana* (und *nigra*) von *P. silvestris, cembra* und *strobus*, wo nur die Hauptachse einfache Nadeln trägt (222).

blätter über, die von da an die alleinige Beblätterung der Langtriebe bilden. Nach Hartig (29a) entwickelten im Garten aus Samen erzogene Exemplare von *P. montana pumilio* am zweiten Jahrestrieb in den Achseln der verkürzten einfachen Primärblätter Nadelpaare, deren Nadeln eine Länge bis 14 1/2 cm erreichten; Willkomm konnte dies bei *uncinata* nicht bestätigen, auch Verf. nicht. Schon der erste Jahrestrieb der Keimachse kann Seitensprosse entwickeln (Fig. 107). In den Achseln zahlreicher Primärblätter finden sich Knospenanlagen; ob sie zu Kurztrieben oder zu seitlichen Langtrieben werden oder unentwickelt bleiben, darüber entscheidet das Verhalten der Hauptachse.

Das Höhenwachstum in der Jugend gestaltet sich nach den Untersuchungen von Flury[1]) folgendermassen:

	Durchschnittliche Höhe in cm bei		
Alter	grossen	mittelgrossen	kleinen Pflanzen
1 Jahr	3	2	1
2 „	5	3	2
3 „	6	4	3
4 „	18	9	5
5 „	21	10	7
6 „	28	14	10
7 „	57	29	18

In der Reihenfolge der Raschwüchsigkeit der untersuchten Coniferen nahm die Bergkiefer die drittletzte Stelle ein (Lärche, Kiefer, Schwarzkiefer, Weymouthskiefer, Fichte, Bergkiefer, Tanne, Arve). Nach Gerhardt (a. a. O. S. 458) erreicht die Bergkiefer auf trockenem Sandboden an der Ostseeküste nach 10 Jahren kaum eine Höhe von 50 cm und hat in der ersten Jugend keinen ausgesprochenen Höhentrieb, sondern das Bestreben, in die Breite und buschförmig in die Höhe zu gehen (vergl. Fig. 110).

Schon die Sämlinge zeichnen sich, wie S. 209 nach Gerhardt über ihr Verhalten an der Ostseeküste mitgeteilt ist, durch hohe Resistenz aus.

Im Gegensatz zur gemeinen Kiefer besitzt *P. montana* keine Pfahlwurzel, sondern ein weit ausgreifendes, grösstenteils flach ausstreichendes Wurzelsystem, dessen Äste bis 9 m Länge erreichen können. An jungen, 3—7jährigen Pflanzen gehen (30) vom Wurzelknoten wenige, aber sehr kräftige und derbe Hauptwurzeln aus, die sich vielfach verzweigen. Die Saugwürzelchen gehören bei 4jährigen Pflanzen meistens der vierten, weniger häufig der fünften Verzweigungsordnung an: sie sind zahlreich entwickelt, etwas derber als bei der gemeinen Kiefer, doch wie bei dieser häufig infolge von Verpilzung gabelig geteilt. Die Wurzelhaare sind an den gebräunten Teilen der Triebwurzeln gut entwickelt (19), sie entstehen hier, wie überall bei den Abietineen, nicht aus der Epidermis, sondern aus Rindenzellen der zweiten oder dritten Lage (79). Engler (19) beobachtete bei 3-, 4-, und 7jährigen Pflanzen Wurzelhaare zu jeder Jahreszeit; an älteren Exemplaren dagegen sind die Wurzelhaare sehr selten. Nach den Beobachtungen P. E. Müller's[2]) sind die Wurzeln der Bergkiefer stets mit Mykorrhizen versehen, welche in zwei Formen vorkommen: erstens als „racemöse" Mykorrhizen (Fig. 111 c); die Wurzeln zeigen ihre gewöhnliche monopodiale Verzweigungsweise, sind aber von einer dicken Pilzscheide überzogen, von welcher aus zahlreiche Hyphen in den Erdboden ausstrahlen und die Wurzeln mit den umgebenden Bodenpartikeln zusammenspinnen; es ist das die gewöhnliche.

---

[1]) Vergl. S. 181. Anm. 2.

[2]) Über das Verhältnis der Bergkiefer zur Fichte in den jütländischen Heidekulturen. Naturwiss. Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft Bd. 1. 1903. Heft 8 und 10.



Fig. 110. *Pinus montana.* 12jährige Pflanzen (rechts) neben 12jährigen gem. Kiefern (links), kultiviert auf den Dünen bei Süderspitze an der Ostsee.
Nach photogr. Aufnahme von Herrn Reg.- und Baurat P. Gerhardt in Königsberg i. Pr.

bei allen Abietineen verbreitete ektotrophe Form der Mykorrhiza. Daneben fand aber Müller eine andere Form, die bisher unter den Abietineen nur bei *Pinus silvestris*, *cembra* und *strobus* bekannt war, die „dichotome" Mykorrhiza[1]). Sie besteht aus gabelig verzweigten, kurzen und dicken Wurzelästchen, welche als kugelige, korallenartige Verzweigungssysteme die Wurzel besetzen (Fig. 111). Sie entbehren bei ihrem Auftreten der Pilzscheide, werden aber später ebenfalls von

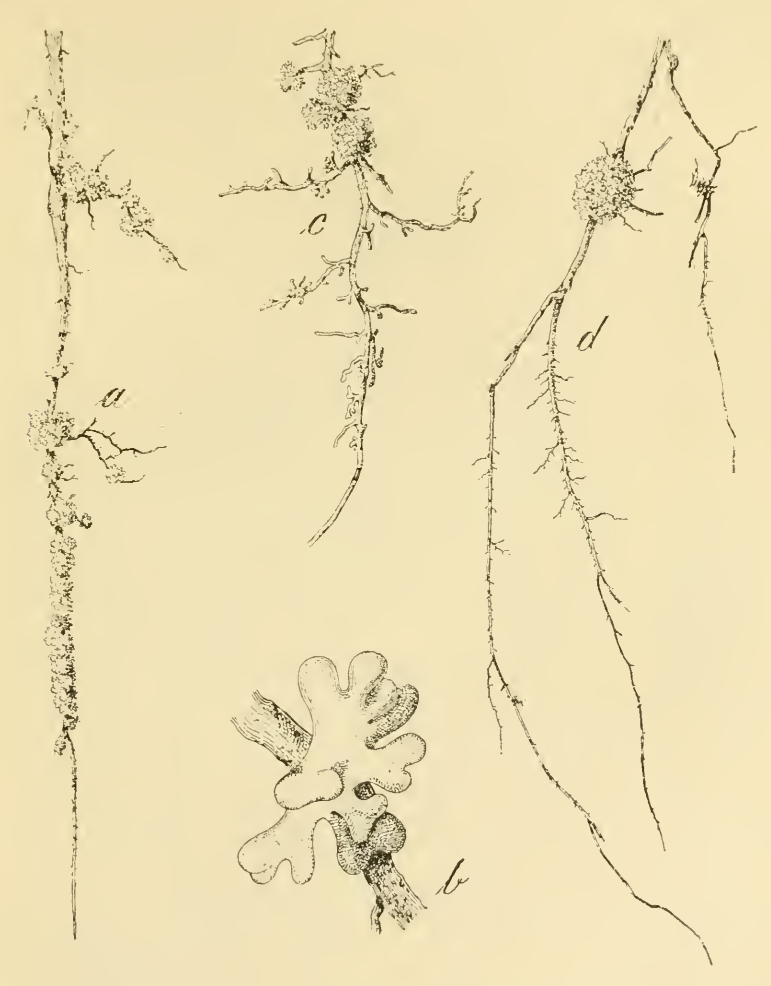


Fig. 111. *Pinus montana.* Mykorrhizen.
a Triebwurzel mit dichotomen Mykorrhizen, 3 : 4. b Ein Stück derselben, stärker vergrössert, 10 : 1. c Eine Wurzel, die oben mit dichotomen, unten mit racemösen Mykorrhizen besetzt ist, 3 : 4. d Ein hexenbesenartiges, kugeliges, aus dichotomen Mykorrhizen bestehendes Gebilde, 3 : 4. (Nach P. E. Müller.)

ihr überzogen; auch hier strahlen von der Pilzscheide förmliche Hyphen-Perrücken in den Boden aus, der zu einer dichten Masse verflochten wird. Sie verdanken ihre Entstehung wahrscheinlich einem endophytisch lebenden Pilz, dessen Natur noch nicht näher bekannt ist, und finden sich in den verschiedensten Böden: auf den völlig sterilen „abgefegten Sanden" der Heiden, welche vollkommen humus-

---

[1]) Büsgen (8) hat sie als „Kurzwurzeln" beschrieben.

frei sind, wie auf dem zähen Heidetorf. Gewöhnlich entstehen sie seitlich an den Triebwurzeln im zweiten Jahre, und fallen im dritten wieder ab (Fig. 111, a, b); manchmal bleiben sie auch sitzen und wachsen zu hexenbesenähnlichen, dicken Nestern heran (Fig. 111, d). Müller vermutet, dass diese dichotomen Mykorrhizen der Bergkiefer imstande seien, den atmosphärischen Stickstoff zu assimilieren; er schliesst das aus folgenden Tatsachen: sie kommen in besonders reicher Entwicklung



Fig. 112. *Pinus montana.* Baumform aus der Parklandschaft des „Plaun dell'Awa" am Ofenpass im obersten Teil des Münstertales, bei ca. 2160 m. (Nach Schröter.)

auf reinem, also stickstoffarmem Sand vor; die Fichte, welche auf altem Heideboden in Jütland zu Grunde geht, wird durch die Mischpflanzung mit Bergkiefer zu gutem Gedeihen befähigt; diese Mykorrhizen haben eine grosse Ähnlichkeit mit denjenigen von *Alnus*, *Elaeagnus* und *Podocarpus*, für welche die Fähigkeit der Stickstoffassimilation exakt nachgewiesen ist. Eine experimentelle Prüfung dieser allerdings sehr gut begründeten Vermutung steht noch aus.

Im forstlichen Versuchsgarten auf dem Adlisberg bei Zürich (670 m ü. M., frischer kalkhaltiger Lehmboden) begann (19) das Wurzelwachstum am 29. März bis 15. April; die abwechselnde Bildung von Trieb- und Saugwurzeln, die Periodizität mit dem Ruhezustand im August und September u. s. w., das alles verläuft wie bei der Fichte (vergl. S. 112).

Der Sprossbau der Bergkiefer ist je nach der Wuchsform sehr verschieden. Die aufrechte Baumform (Fig. 112) zeigt bis in das höchste Alter den einfachen klaren Bau eines monokormischen Systems: die Hauptachse durchzieht als dominierender Leittrieb das Ganze, und stets ist die Entwicklung der relativen Hauptachse stärker als die der Seitenachsen, niemals ist also die Krone polykormisch, der Wipfel abgewölbt, wie bei der Waldkiefer. Es werden nur Quirläste gebildet, die primären Äste bleiben aber kurz, sodass die Gesamtform der Krone ein schlanker Kegel ist, der sich oft der Walze nähert. Die Verzweigung der Seitentriebe ist viel spärlicher als bei der Waldkiefer, an den Primärästen finden sich meist nicht mehr als zwei Seitenknospen, an den Sekundärästen meist gar keine, sodass dieselben jahrelang unverzweigt fortwachsen, nach Art der „Schlangenfichte“ [1]). An 11 Exemplaren der aufrechten Bergkiefer auf dem Ofengebirge fanden sich unter 100 Fällen an einem Jahrestrieb eines Hauptastes 46mal 2 Seitenknospen, 26mal eine, 23mal 3, und 5mal 4 Seitenknospen.[2]) Die Haupt- und Seitentriebe sind, wie bei *P. silvestris*, im ersten Stadium ausgeprägt negativ geotropisch und stellen beim Austreiben, wie dort, weiss schimmernde „Kerzen“ an den Astenden dar; später bilden sie mit dem Stamm einen mehr oder weniger spitzen Ablaufwinkel. Das Ende der Äste bleibt stets bogenförmig aufgerichtet, und ihre Ausbildung ist durchaus nicht dorsiventral. Eine sympodiale Zusammensetzung der peripherischen Triebe, wie bei *P. silvestris*, kommt hier nicht vor.

Bei dem andern Wuchsextrem, der ausgeprägten Legföhre, existiert keine leitende Achse, sondern Hauptstamm und Primäräste sind gleicherweise niederliegend und richten sich am Ende bogenförmig auf; der Wuchs ist also hier von Anfang an polykormisch. Die am Ende aufgerichteten, niederliegenden Äste bilden ein „Knie“; da sie bis 10 m lang werden können, und das Knie dabei immer weiter nach aussen rückt, so muss allmählich eine Geradestreckung des Knies am ausgewachsenen 5—6jährigen Stück des Astes stattfinden (29a; vergl. auch Jost, S. 118, Anm. 1). Zwischen beiden Extremen finden sich alle Übergänge (vergl. Fig. 105). Von den dänischen Kulturen wird berichtet [3]), dass die junge Pflanze einstämmig ist, dass aber sehr bald die untersten Äste sich zu seitlichen Stämmen ausbilden; sie legen sich zunächst auf den Boden, biegen aber dann in scharfem Bogen nach oben und entwickeln sich zu selbstständigen Stämmen; von einer Wurzel können auf diese Weise bis 9 Stämme entspringen. Auf einer Probefläche mit 28jährigen Pflanzen fanden sich z. B. 31 einstämmige, 30 zweistämmige, 17 dreistämmige, 18 vierstämmige, 7 fünfstämmige, 3 sechsstämmige, 3 siebenstämmige, 2 achtstämmige und 1 neunstämmiger Baum. Hiermit hängt die bei der Bergkiefer vorkommende Erscheinung zusammen, dass die Stammzahl anfänglich mit den Jahren zunimmt; auf einer Fläche Landes, auf der man z. B. 5000 Exemplare gepflanzt hat, kann die Stammzahl nach 10 Jahren bis auf 25000 gestiegen sein. Erst wenn alle Stämme sich entwickelt haben, beginnen gewöhnlich einzelne zurückzubleiben und nimmt so die Stammzahl langsam wieder ab.

---

[1]) Wenn auch die Hauptäste sich so verhalten, so resultiert die Spielart der „Schlangen-Bergkiefer“, *P. montana* Mill. lusus *virgata* Schröt. (Ber. d. Schweiz. Bot. Gesellsch. Bd. 13. 1903. S. 106).

[2]) Nach freundlicher schriftlicher Mitteilung von Dr. Brunies.

[3]) Lütken, Jagttagelser over Bjergferren i Danmark. Tidsskrift vor Skovvaesen. Bd. 12, 1900, S. 85—122.

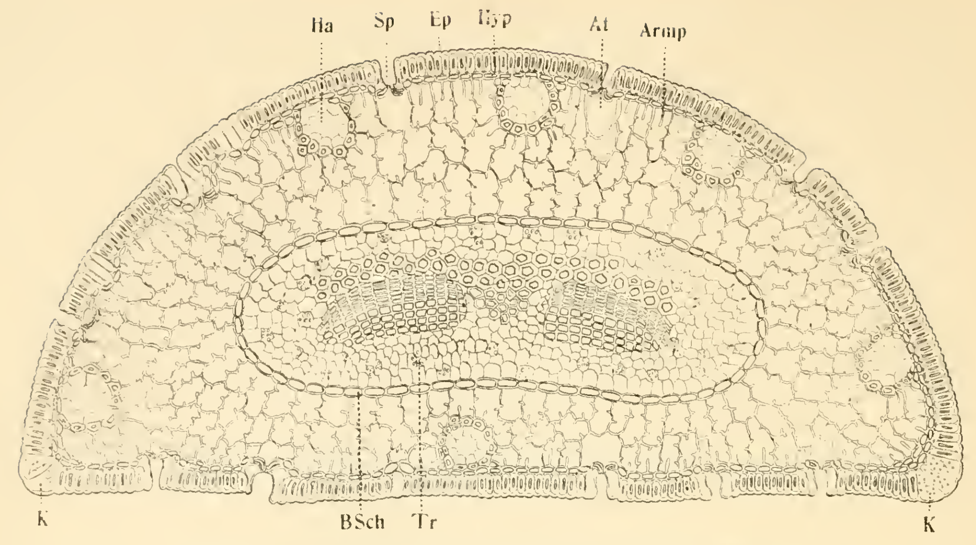


Fig. 113. *Pinus montana.* Querschnitt durch die Nadel.
Ep Epidermis, Hyp Hypoderm, K Kantenzellen der Epidermis, Sp Spaltöffnungen, At Atemhöhle, Armp Armpalissaden, BSch Gefässbündelscheide, Tr Transfusionsgewebe. 80 : 1. (Orig. Dr. E. Rübel.)

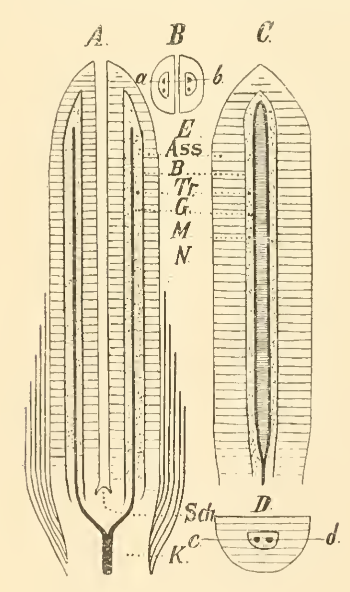


Fig. 114. *Pinus montana.*
Schematische Darstellung des Kurztriebes und des Nadelbaues im Längsschnitt (das Breitenverhältnis ca. 7mal übertrieben).
A Längsschnitt durch einen 2nadeligen Kurztrieb in der Mediane der Nadeln. B Richtung a b des Längsschnittes A. C Längsschnitt durch eine Nadel. D Richtung c d des Längsschnittes C. — E Epidermis Hypoderm, Ass Assimilationsgewebe, B Bündelscheide, Tr Transfusionsgewebe, G Gefässbündel, M Markstrahl zwischen den beiden Bündelhälften, N Niederblätter der Kurztriebscheide, K Kurztriebachse, Sch Scheitel derselben. (Orig. Sch.)

Der Einfluss des Standortes auf die Wuchsform ist bis jetzt für folgende Fälle nachgewiesen. Auf allzu nassen Teilen des Hochmoores tritt die Bergkiefer in reduzierten Krüppelformen (Kusseln) auf, welche bei Entwässerung sich erholen und zu normalen Bäumen heranwachsen. Die sonst baumartig wachsende Form der französischen Alpen wird auf mageren humusarmen Schutthalden zu einem polykormen Busch. Die Legföhre windoffener Stellen breitet sich ganz am Boden aus.

Anordnung, Wachstumserscheinungen und Bau der Folgeform der Nadeln verhalten sich im allgemeinen analog wie bei *P. silvestris* (s. S. 185—191). Sie stehen zu zwei, nicht selten auch zu drei [1]), an den Kurztrieben. Die Kurztriebscheide ist sehr kräftig gebaut, die Niederblätter liegen in 5—8 schichtiger Lage über einander, die äusseren haben eine stark verdickte Epidermis (59); die Scheide ist meist 8 mm lang und bleibt länger erhalten als bei *P. silvestris* (Gerhardt a. a. O.). Diese Kurztriebscheide umhüllt die noch zarten jungen

[1]) Nach Kronfeld (Verhandl. d. zool.-bot. Gesellsch. Wien. Bd. 38. 1888. Sitz.-Ber. S. 96) fand Beck auf der Raxalp *P. mughus* gewöhnlich 3nadelig.

Tabelle über die Unterschiede im Nadelbau bei *Pinus silvestris* und *Pinus montana*.

	Pinus silvestris, Waldkiefer	*Pinus montana*, Bergkiefer
Länge der Nadel	1—10 cm, meist 4—5 cm	1—5 cm
Innere flache Seite der Nadel . .	**bläulich** bereift	+ **dunkelgrün** (wenigstens bei der ausgewachs. Nadel)
Dimensionen d. Querschnitts[1]		
Breite der Nadel	1,75—2 mm	1,5 mm
Dicke der Nadel	0,6 mm	0,75 mm
Verhältnis der Breite zur Dicke[2]	5 : 2 (n. v. Wettstein 7 : 3)	5 : 3 (n. v. Wettstein 7 : 4)
Anatomie d. Querschnitts (vergl. Fig. 95 und 113)		
1. Epidermis:		
Epidermiszellen	annähernd quadratisch .	doppelt so hoch als breit
Lumen derselben	**rundlich**	**spaltenförmig**[3]
Dicke der Cuticula[1] . . .	1 μ (= 0,001 mm) . . .	2 μ
Höhe der Zelle (radial gemessen)	11—14 μ (Maxim. 20 μ) .	20—30 μ (Maxim. 40 μ)
Breite der Zellen (tangental gemessen[1])	9—10 μ	7—13 μ
Stärke der Wand[1])	6 μ	5—7 μ
Kantenzellen der Epidermis, Höhe derselben (radial) . .	35 μ	65 μ
Dimensionen des Spaltöffnungsapparates (43)	Länge 62, Breite 43 μ .	Länge 59, Breite 37 μ
2. Hypoderm[4]):		
Höhe der Zellen (Brunies) . .	9—11 μ	11—18 μ
Breite der Zellen	18 μ	13—14 μ
Sklerenchymfasern an d. Kanten	vorhanden	fehlend
3. Sklerenchymbrücke zwischen d. Gefässbündeln	stark entwickelt, den Zwischenraum zwischen den Bündeln ausfüllend, Zellen sehr stark verdickt	schwächer entwickelt (mitunter ganz fehlend), den Zwischenraum nicht ausfüllend, Zellen schwächer verdickt
4. Harzgänge:		
Anzahl derselben	7—14 (Maxim. 22, meist 9—11)	2—6 (meist 3—5)[5])
Sklerenchymscheide	oft zweischichtig . .	stets einschichtig
Normales Maximalalter d. Nadeln	3, **selten 4—5**, nur bei rein männlich blühenden Zweigen 8—9 Jahre.	5—**10**, selten bis **13** Jahre[6]) auch an zapfentragenden Zweigen.

[1]) Nach Abromeit in Gerhardt, Dünenbau S. 465. Vergl. auch v. Wettstein, Sitzungsber. Wien. Akad. Bd. 96. 1887. S. 323.

[2]) Nach Drude, Über d. Vorkommen d. Riesengebirgsrasse v. *Pinus montana* Mill. in d. sächs.-böhm. Oberlausitz. — Isis, 1881, S. 102—108, Dresden 1882.

[3]) Auf diese Eigenschaft, durch welche *P. montana* von allen andern Pinusarten sich scharf unterscheidet, hat zuerst Thomas aufmerksam gemacht (De foliorum frondosorum Coniferarum structura anatomica. Dissert. Berlin 1863, S. 8.)

[4]) Das Hypoderm ist nur bei *Pinus silvestris, montana* und *densiflora* Sieb. et Zucc. (Japan) einschichtig und schwach verdickt, bei allen übrigen *Pinus*-Arten mehrschichtig und sklerenchymatisch ausgebildet.

[5]) Dr. Brunies (schriftl. Mitteil.) fand bei zahlreichen Nadeluntersuchungen in einem Fall, bei einer Zwischenform zwischen *P. montana* und *P. silvestris*, mehr zu letzterer neigend, gar keine Harzgänge in der Nadel.

[6]) Dr. Brunies (schriftl. Mitteil.) fand an den aufrechten Bergkiefern am Ofenpass bei ca. 1830 m an 46 Ästen 1mal 3jährige, 6mal 5jährige, 14mal 7jährige, 11mal 8jährige, 5mal 9jährige, und je 1mal 10-, 11-, 12- und 13jährige Nadeln.

Nadeln noch lange nach dem Austreiben, schützt sie vor zu starker Transpiration und vor Frost, und ist so ein ökologisches Aequivalent der Knospenkappe von *Picea* (59). Die Unterschiede im äussern und innern Bau der Nadel gegenüber *P. silvestris* finden sich in der auf Seite 223 stehenden Tabelle zusammengestellt: vergl. dazu Fig. 95 auf S. 188 und Fig. 113 auf S. 222. Auf dem Längsschnitt sind Kurztrieb und Einzelnadel analog gebaut, wie bei P. *silvestris*. (Vergl. auch Fig. 114[5]).



Fig. 115. *Pinus montana.* Zweig einer männlich blühenden Pflanze; Nadeln noch am 9jährigen Jahrestrieb erhalten. Die nackten Stellen an den älteren Jahrestrieben entsprechen den abgefallenen männlichen Blüten. (Nach Schröter.)

Es geht aus dieser Tabelle hervor, dass die Nadeln von *P. montana* länger am Triebe sitzen bleiben, dicker und derber gebaut sind, mit stärkerer Betonung der xerophytischen Merkmale; ausserdem sind die Scheiden länger und dauernder, lauter Momente, welche die Widerstandsfähigkeit der Nadeln erhöhen.

Wie bei *P. silvestris* zeigen auch hier die Zweige, welche mehrere Jahre lang hinter einander männlich geblüht haben, eine eigenartige wirtelige Zusammendrängung der Nadeln, unterbrochen durch die nackten Stellen, wo die männlichen Blüten standen (Fig. 115).

Die Knospen sind wie bei *P. silvestris* angeordnet, als End- und Quirlknospen; sie sind von allen europäischen *Pinus*-Arten mit der stärksten Knospendecke versehen, da diese im November aus 8—10 Schichten von Schuppen besteht (Fig. 116), deren jede eine sehr stark, beinahe bis zum Verschwinden des Lumens verdickte äussere Epidermis besitzt. Dazwischen ist Harz in grossen Mengen ausgeschieden; jede Schuppe enthält zwei Harzgänge und ein rudimentäres Gefässbündel. Unter der Epidermis liegen noch 2—6 Schichten tangential flachgedrückter Parenchymzellen, deren Wandungen ebenfalls verdickt sind. Die Schuppen greifen mit ihren langfransigen Randhaaren fest ineinander, auch aussen sind die Knospen mit Harz bedeckt, was bei *P. silvestris* nicht der Fall ist (59).

[5]) Die zahlreichen in der Literatur erwähnten Bastarde und Übergangsformen zwischen *Pinus silvestris* und *P. montana* sind vielfach auch durch intermediäre Anatomie der Nadeln von Interesse. Man vergleiche über diese Bastarde und Übergangsformen: Brügger, Chr. Mitteilungen über neue und kritische Formen der Bündner und Nachbarfloren, Chur 1886. S. 128. — Ders., Jahresb. d. nat. Ges. Graubündens. Jahrg. 29. 1884/85. S. 175. — Christ, H. Beiträge zur Kenntnis der europäischen *Pinus*-Arten. Flora 1864. — Ders., Die Formenkreise der europäischen *Pinus*-Arten. Flora 1865. — Heer, O. Über die Föhrenarten der Schweiz. Verh. d. schweiz. nat. Ges. Basel 1862. — Focke, W. O. Pflanzenmischlinge. Berlin, 1881. S. 419. — Beck v. Mannagetta, G. Annalen des Hofmuseums in Wien. Bd. 3. 1888. S. 77. — Ders., Flora von Niederösterreich. 1. Hälfte. Wien 1890. S. 4. — Celakovsky, L. Sitzungsber. d. böhm. Ges. d. Wiss. Bd. 10. 1893. S. 6. — v. Wettstein, R. Über die Bedeutung anatomischer Merkmale zur Erkennung hybrider Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. Math. nat. Kl. Bd. 96. 1887. S. 324 (mit besonders eingehenden Angaben über die Nadelanatomie). — Schröter, C. Formes intéressantes de Pins. Arch. d. sc. phys. et nat. 3. pér. t. 14. Genève 1885. — Ders., Les formes du Pinus silvestris et du Pinus montana en Suisse. Ebenda 1895. — Petersen, O. G. Formentlige Bastarder mellem Skovfyr og Bjergfyr Tidsskrift for Skovvaesen. Bd. 15. Kopenhagen 1903.

Über das Höhenwachstum der Bergkiefer liegen keine so umfassenden Beobachtungen vor, wie über dasjenige der Waldkiefer. In den Bergföhrenwäldern von Briançon fand P. E. Müller (a. a. O.) durch Messungen an 17 jungen freistehenden, unter günstigen Bedingungen gewachsenen Exemplaren folgenden durchschnittlichen Höhenzuwachs:

vom	0.—13. Jahr	. . . .	7,35 cm pro Jahr[1])
„	14.—23. „	. . . .	19,53 „ „ „
„	24.—33. „	. . . .	20,25 „ „ „
„	34.—50. „	. . . .	27.13 „ „ „

Diese Bäume erreichten im 50. Jahr eine mittlere Höhe von 9,42 m. Noch kräftigeres Wachstum fand Müller (S. 176) in Kulturen bei Viborg in Dänemark: zwei selten schöne Exemplare hatten dort im Alter von 30 Jahren schon eine Höhe von 8,59 m erreicht und zeigten in den letzten Jahren ein durchschnittliches Höhenwachstum von 35.1 cm pro Jahr. Durchschnittlich beträgt das Höhenwachstum, nachdem die ersten 5—6 schlechten Jahre vorüber sind, 15,5—25,5 cm, im Gesamtdurchschnitt bis zum 70.—80. Jahre 20.5 cm pro Jahr (**224**). Nach Hartig (29 a) beläuft sich der Höhenzuwachs in den ersten zwanzig Jahren auf 10—15 cm. Die gradschäftige Bergkiefer der südböhmischen Hochmoore zeigte nach Heyrowski (bei Willkomm a. a. O. S. 240) in einem Bestande vom besten Standort, dessen durchschnittliches Alter zu 100—120 Jahren anzunehmen war, folgende Stammhöhen:

mit	25 Jahren	2,845 m
„	40 „	3,793 „
„	45 „	5,689 „
„	55 „	7,586 „
„	60 „	9,483 „
„	65 „	11.379 „
„	70 „	13,276 „
„	80 „	15,173 „
„	95 „	17,069 „
„	115 „	18.018 „

Viel geringere Zahlen fand Müller (a. a. O. S. 32) bei im Schluss gewachsenen Exemplaren in einem Mischwald von Bergkiefer und Waldkiefer in 1470—1750 m ü. M. bei Briançon. Drei alte Stämme ergaben

Alter	Höhe	Durchm.
10 Jahre	0.40 m	7,18 mm
20 „	1.22 m	24.2 mm
30 „	2.01 m	44,0 mm
40 „	3,01 m	68.0 mm
60 „	5.21 m	114.3 mm
80 „	7.47 m	158.25 mm

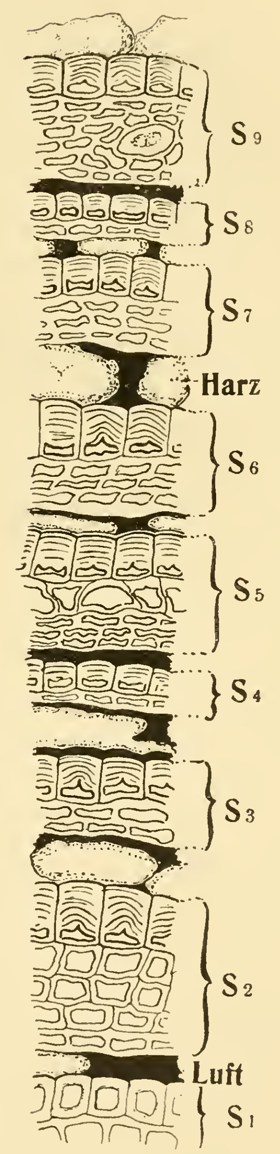


Fig. 116.
Pinus montana var. *mughus*.
Stück eines Querschnittes durch die Knospendecken.
S 1—9 die succesiven Knospenschuppen von innen nach aussen.
(Nach Grüss.)

[1]) Also ziemlich genau so viel, wie Flury (s. S. 217) im Mittel der ersten 7 Jahre bei Kulturen auf dem Adlisberg bei Zürich bei den stärksten Exemplaren fand.

Alter	Höhe	Durchm.	Alter	Höhe	Durchm.
100 Jahre	10,4 m	206.3 mm	180 Jahre	14,7 m	344,4 mm
120 „	12.3 m	266,9 mm	200 „	15.1 m	374,6 mm
140 „	13,5 m	283.2 mm	220 „	15,3 m	396,6 mm
160 „	14,25 m	298.6 mm			

Die Zeit des kräftigsten Höhenzuwachses fällt bei der Baumform in das 40—70jährige Alter (**224**); für Dänemark raten Hauch und Oppermann (a. a. O. S. 439) zu einer Umtriebszeit von 50—60 Jahren, da in diesem Alter der Massenzuwachs und wohl auch die Lebenskraft schon ziemlich gering sind.

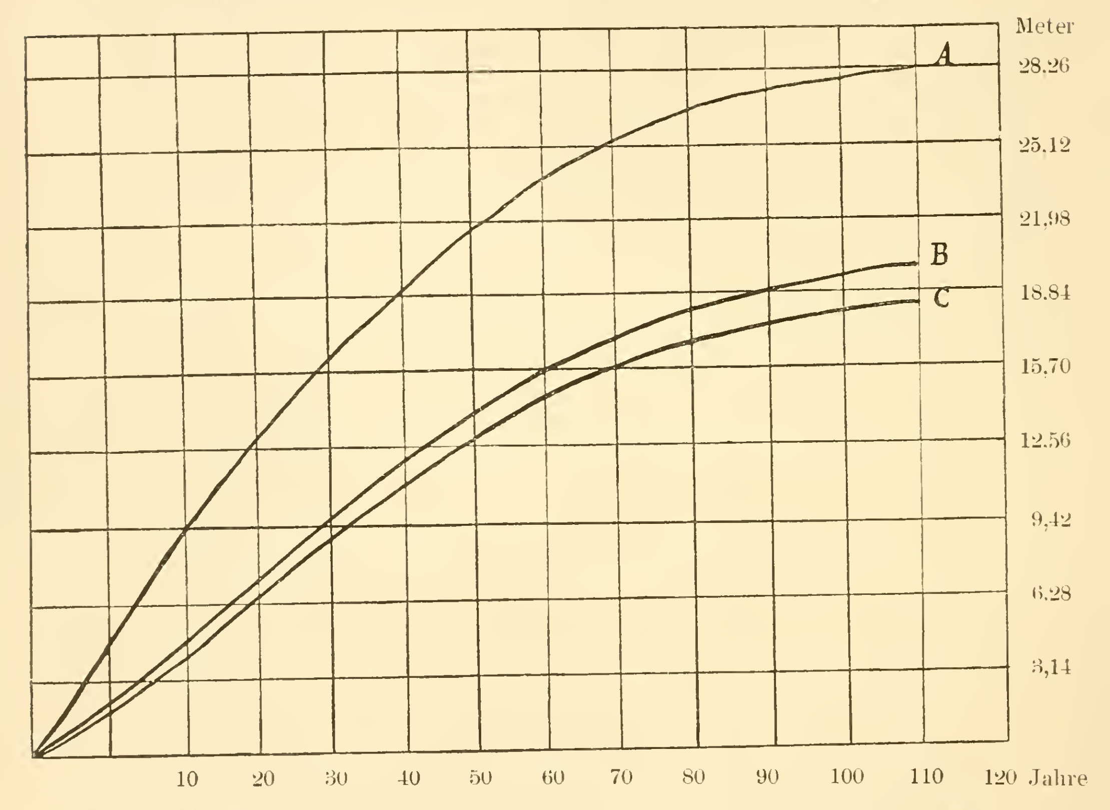


Fig. 117. Vergleichende Kurven des Höhenwachstumes bei *Pinus silvestris* und *P. montana*.
A. Pinus silvestris in den besten Standortsklassen in Dänemark. B. Pinus silvestris im nördlichen Finnland. C. Pinus montana, bestes Höhenwachstum in den dänischen Kulturen auf Sandboden; entspricht ungefähr dem Höhenwuchs von P. silvestris in der IV. Standortsklasse; vgl. S. 193.

Den durchschnittlichen jährlichen Höhenzuwachs des Knieholzes in mittleren Höhenlagen seines Vorkommens in den Alpen von 1200—1800 m kann man auf 3—7 cm veranschlagen. Müller (a. a. O.) fand auf dem Lattengebirge bei Reichenhall über 6 m lange liegende Legföhrenstämme, welche in den letzten 16 Jahren einen durchschnittlichen jährlichen Längenzuwachs von 9 cm zeigten. Einen guten Vergleich mit den Zuwachsverhältnissen der Waldkiefer geben die Kurven auf Fig. 117. Es geht daraus hervor, dass unter günstigen Verhältnissen die Bergkiefer ungefähr doppelt so lange Zeit braucht, um dieselbe Höhe zu erreichen, wie die Waldkiefer. Ebenso stimmt im Dickenwachstum ein ca. 80jähriger Bergkieferbestand mit einem ca. 40jährigen Waldkieferbestand überein (Müller a. a. O.)

160—200jährige Bäume erreichen eine Maximalhöhe von 25—26 m und einen Umfang von 1,40 m (Mathieu).

Der Dickenzuwachs pflegt anfangs beträchtlich zu sein, aber bald nachzulassen: deshalb zeigen alte Bergkiefern auf dem Querschnitt des Stammes gewöhnlich sehr schmale Jahresringe, und erreichen niemals eine beträchtliche Stärke (224). Die maximale Dicke wird von Mathieu zu 47 cm angegeben, von Willkomm zu 65 cm bei 200jährigen Stämmen. Das würde eine mittlere Jahrringbreite von 1,6 mm ergeben, es kommt aber viel engringigeres Holz vor. Ein 50jähriger Stamm von Le Gessi im Val Agoné am Berninapass, bei 2400 m auf Gips stockend, zeigte einen Radius von 2,5 cm, also eine mittlere Jahrringbreite von 0,5 mm[1]) (Fig. 118). Rosenthal[2]) hat folgende Fälle beobachtet:



Fig. 118. *Pinus montana.* Querschnitt durch einen 50jährigen Legföhrenstamm von Le Gessi. 1 : 1.

Name	Standort	Höhe ü. M.	Alter	Mittl. Jahrringbr.
P. uncinata (Ast)	Alp. Mingér, Unterengadin	2250 m	34 Jahre	0,674 mm
„ „	Engadin, oberste Legföhre	2400 m ca.	90 „	0,278 mm
P. mughus (Ast)	Bot. Garten Berlin	—	8 „	0,813 mm
„ „ (Stamm)	Innsbruck, Kalkboden, Fels	1950 m	53 „	0,358 mm
„ „ „	Innsbruck, Waldboden	1100 m	16 „	1,02 mm
„ „ (Ast)	„ „	1100 m	17 „	0,578 mm

Schlagintweit[3]) teilt folgende Beobachtungen mit:

P. pumilio	Benediktenwand	1335 m	34 „	0,44 mm
„ „	Margaritze	1916 m	45 „	0,33 mm

Von den dänischen Bergföhrenkulturen auf Heiden und Dünen liegen zahlreiche Messungen über die Durchmesser verschieden alter Bäume vor[4]); das Maximalalter beträgt 50 Jahre, und der Durchmesser dieser Bäume erreichte 15,38 cm, die mittlere Jahrringbreite der letzten 25 Jahre betrug 2 mm. Unter den 40jährigen Bäumen fanden sich Ringbreiten von 2,1 und 2,4 mm im Durchschnitt der letzten 25 Jahre und von 1,7 und 2,4 mm im Durchschnitt der letzten 30 Jahre, also immerhin eine 3—4mal so grosse Breite der Jahresringe, als bei den Exemplaren von der Grenze des Baumwuchses.

Aus einer grossen Anzahl von Messungen über den Brusthöhendurchmesser 25—35jähriger Bäume, und über seine Zunahme von 5 zu 5 Jahren, seien folgende angeführt[4]):

Die 5 stärksten 25jährigen Stämme (aus einer Gesamtzahl von 91 sehr verschiedenen Probeflächen entnommen) zeigten

---

[1]) Schröter, C. Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1904. S. 88.

[2]) Rosenthal, M. Über die Ausbildung der Jahresringe an der Grenze des Baumwuchses in den Alpen. Dissert. Berlin, 1904.

[3]) Untersuchungen über die physikalische Geographie der Alpen. Leipzig 1850, S. 580.

[4]) Lütken, a. a. O. S. 90—103.

	im Alter von		
Stamm	15	20	25 Jahren
Nr. 1	5.6	8.8	10.99 cm Durchmesser
„ 2	5.02	7,8	9.73 „ „
„ 3	4.39	6,9	8.8 „ „
„ 4	4.39	6.9	8.8 „ „
„ 5	6.28	7.53	8.8 „ „

Die 5 schwächsten 25jährigen Stämme hatten

Nr. 1	0.94	1.57	2,198 cm Durchmesser
„ 2	0.94	1.88	2.198 „ „
„ 3	1.87	1.88	2,198 „ „
„ 4	1.25	1,88	2.51 „ „
„ 5	1.25	2.198	2.82 „ „

Das Holz der Bergkiefer ist ausserordentlich dicht gebaut, mit Ausnahme der Eibe und der Zerreiche schwerer, als dasjenige aller einheimischen Holzarten. Das spez. Lufttrockengewicht schwankt zwischen 0,72 und 0.94 und beträgt im grossen Durchschnitt 0,83. Es ist harzhaltig (treffliches Brennholz!), dauerhaft und nächst der Eibe das härteste und schwerst spaltbare unserer Nadelhölzer (30). Besonders das rotbraune Kernholz älterer Bäume wird in Frankreich als Bauholz hochgeschätzt; die Balken der Festungsbauten von Mont S. Louis in den Pyrenäen, welche aus der Zeit Ludwigs XIV. stammen und von der Bergkiefer herrühren, sind heute noch vollkommen gut erhalten (Mathieu, a. a. O. S. 596). Rosenthal (a. a. O.) konstatierte an dem Holze sehr hoch über Meer gewachsener Coniferen allgemein eine sehr geringe Wandverdickung der Spätholztracheïden (Fig. 119); ob dieselbe mit der Erhöhung der Leitungsfähigkeit für Wasser zusammenhängt, oder ob sie nur Folge mangelhafter Ernährung ist, lässt Rosenthal unentschieden. Dagegen fand er die Hopftüpfelzahl mit der Höhe nicht grösser, wie Zdarek es für die Fichte angibt.[1])

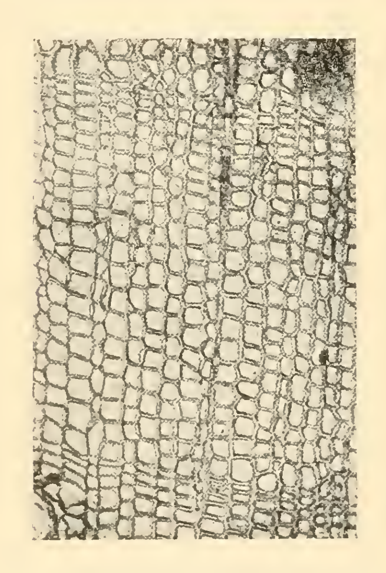


Fig. 119. *Pinus montana* var. *uncinata*, vom Engadin 2400 m ü. M. Spätholztracheïden bei diesem hochalpinen Holz sehr schwach verdickt. 100 : 1. (Nach Rosenthal.)

Die Rinde der einjährigen Langtriebe, oft zwischen den dicht gedrängten Kurztrieben kaum sichtbar, erscheint im Gegensatz zu der meist hell gefärbten und glanzlosen der gemeinen Kiefer äusserlich grünlichbraun bis violettbraun und mehr oder minder glänzend. An den älteren nadellosen Trieben wird sie rasch grau, bleibt aber dabei durch die Kissen der Knospenschuppen noch einige Zeit hindurch rhombisch gefeldert. Hiebei lassen sich die Grenzen zwischen den einzelnen Jahrestrieben an geringen Einschnürungen erkennen, welche durch die kleineren Kissen der jeweilig untersten Schuppen verursacht sind. Die düster schwärzlichgrau erscheinende

[1]) Zdarek, R. in Österr. Forst- und Jagdzeitung. Wien 1903. S. 185. Zitiert nach Rosenthal a. a. O.

Rinde verwandelt sich später in eine kleinschuppige, innen rötlichbraune fichtenähnliche Borke von geringer Mächtigkeit. Diese Veränderung vollzieht sich jedoch erst an alten Stamm- oder Astteilen, welche etwa die Stärke eines Kinderarmes erreicht haben (30). (Vergl. Fig. 120.) Niemals bildet sich an den Ästen jene in feinen Blättchen abschülfernde rötliche Borke, welche für *P. silvestris* so bezeichnend ist, sondern die Rinde erscheint überall gleichmässig graulich; daher fehlt hier auch der auffallende Unterschied zwischen den unteren Teilen und dem Wipfel alter Stämme, wie er bei der Waldkiefer so stark hervortritt.

P. montana scheint ärmer an Harz zu sein, als *P. silvestris*. Mayr (46) untersuchte einen hundert Jahre alten Stamm von *P. m. uncinata*, 950 m ü. M. gewachsen, mit 23.5 cm Durchmesser in Brusthöhe, und fand pro 1000 g des absolut trocknen Holzes:

1. Sektion (Erdstamm) im Splint 19,34 g, im Kern 31.95 g Harz
2. „ (astloser Schaft) „ „ 18,43 g, „ „ 29.01 g „

Der ganze Baum enthielt im Durchschnitt 26,45 g festes Harz in 1000 g des absolut trocknen Holzes, d. h. etwa die Hälfte der in einer 113jährigen Waldkiefer

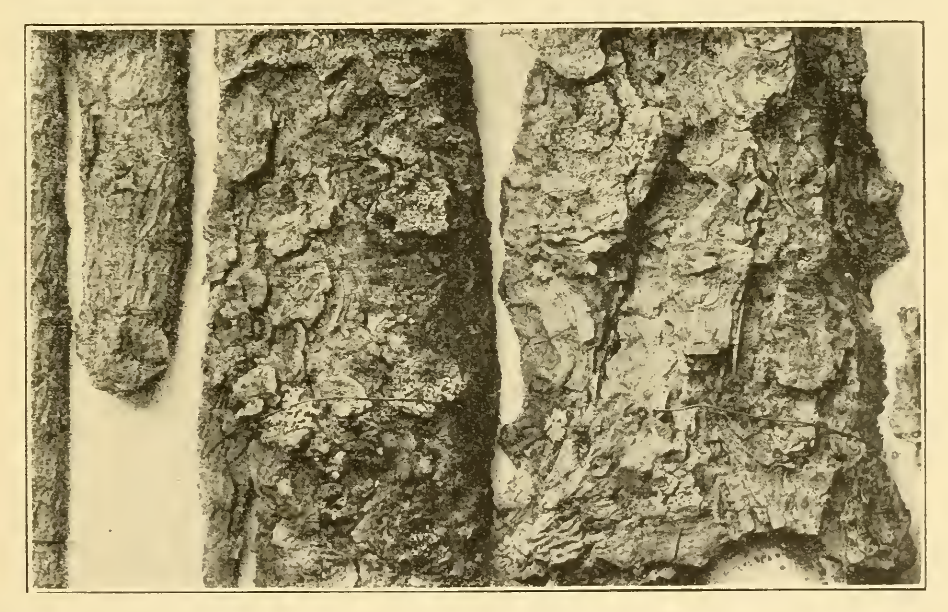


Fig. 120. *Pinus montana*. Borke von Bäumen verschiedenen Alters der Baumform vom Ofenberghaus (ges. von Dr. Brunies, Orig.-Phot. Sch.)

vorhandenen Harzmenge (48,1 g). Tuxen fand in sieben verschiedenen Stämmen aus Kulturen in Dänemark 2.37—8,44 % Harz gegen 7.82 % bei *P. silvestris* [1]). Doch ist die Methode der Bestimmung nicht angegeben und deshalb ein Vergleich mit den Mayr'schen Zahlen nicht möglich.

Das durch Destillation aus Nadeln und Knospen gewonnene ätherische Öl („Karpathen-Balsam") enthält 5—7 % Bornylacetat $C_{10}H_{17}OCH_3CO$; von Terpenen ($C_{10}H_{16}$): Pinen, l-Phellandren und Sylvestren; ferner Cadinen $C_{15}H_{24}$ [2]).

Die Verteilung der Harzgänge weicht bei *P. montana*, wie übrigens auch bei *P. silvestris*, von der der übrigen Abietineen dadurch ab, dass die Harzgänge der Nadeln nicht in Verbindung stehen mit denjenigen der sie tragenden Kurztrieb-

[1]) Lütken a. a. O.

[2]) Fischer-Hartwich, Handbuch der praktischen Pharmacie. 1902. Bd. II. S. 632.

achse; letztere enthält vier Harzkanäle, welche mit den Rindengängen des Langtriebes in Kommunikation treten, nicht aber mit den blind endigenden Gängen der Nadeln.[1]) Eine zweite Abweichung ist die, dass die Rindengänge des alten Jahrestriebes auch in den neuen sich fortsetzen. — (Sch.)

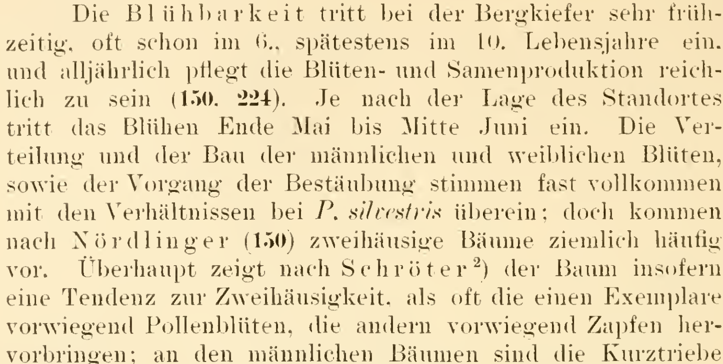


Fig. 121. *Pinus montana* var. *pumilio*. Ein Staubblatt mit den beiden geöffneten Pollensäcken, von der Unterseite. 15 : 1. (Orig. K.)

Die Blühbarkeit tritt bei der Bergkiefer sehr frühzeitig, oft schon im 6., spätestens im 10. Lebensjahre ein, und alljährlich pflegt die Blüten- und Samenproduktion reichlich zu sein (**150**, **224**). Je nach der Lage des Standortes tritt das Blühen Ende Mai bis Mitte Juni ein. Die Verteilung und der Bau der männlichen und weiblichen Blüten, sowie der Vorgang der Bestäubung stimmen fast vollkommen mit den Verhältnissen bei *P. silvestris* überein; doch kommen nach Nördlinger (**150**) zweihäusige Bäume ziemlich häufig vor. Überhaupt zeigt nach Schröter[2]) der Baum insofern eine Tendenz zur Zweihäusigkeit, als oft die einen Exemplare vorwiegend Pollenblüten, die andern vorwiegend Zapfen hervorbringen; an den männlichen Bäumen sind die Kurztriebe weit herunter in Scheinquirle angeordnet, welche durch die leeren Stellen, an denen die männlichen Blüten gesessen haben, von einander getrennt sind (vergl. Fig. 115 S. 224.) Die männlichen Blüten stehen noch zahlreicher beisammen, sind schlanker, bis 15 mm lang, und von einer mehr goldgelben Farbe; auch hier kommt, wie bei *P. silvestris*, eine Spielart mit roten männlichen Blüten vor. Die Antheren (Fig. 121) tragen einen grösseren,



Fig. 122. *Pinus montana* var. *pumilio*. Weibliche Blüte, am Grunde von einigen Schuppenblättern umgeben. Die hellen, dünnen, abgerundeten Blätter sind die Deckschuppen, die dunkel gehaltenen, in eine Spitze vorgezogenen die Fruchtschuppen. 15 : 1. (Orig. K.)

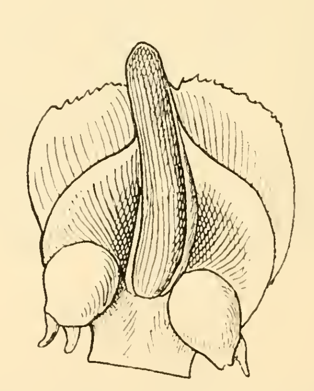


Fig. 123. *Pinus montana* var. *pumilio*. Fruchtschuppe von der Oberseite gesehen, mit der mittleren, kielartigen Hervorragung und mit 2 Samenanlagen am Grunde; hinter ihr ragt die Deckschuppe hervor. 30 : 1. (Orig. K.)

rundlichen gezähnten Konnektivkamm. Die weiblichen Blüten (Fig. 122) erscheinen dicht an der Spitze der jüngsten Triebe noch vor der Entfaltung

[1]) Zang, W. Die Anatomie der Kiefernadel. Dissert. Giessen 1904.

[2]) Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1904, S. 75.

der Nadelpaare, und sind infolge dessen von allen Seiten leicht zugänglich. Sie stehen einzeln oder zu mehreren aufrecht beisammen, sind von geringer Grösse, aber schön dunkelviolett gefärbt, sehr kurz gestielt, an der Basis von lanzettförmigen Schuppenblättern umgeben. Die Deckschuppen sind klein, die Fruchtschuppen (Fig. 123) fleischig, breit, abgerundet, in der Mitte mit einem stark vorspringenden und verlängerten Kiel versehen, an der Basis mit der Deckschuppe in einen kurzen Stiel vereinigt. Wenn die Antheren zu stäuben beginnen, streckt sich die Achse der weiblichen Blüte bedeutend, und infolge dessen rücken die einzelnen Schuppen auseinander. Die beiden langen, dünnen Mikropylenfortsätze der Samenanlagen sondern eine Flüssigkeit aus, und wenn jetzt Pollenkörner, vom Winde getragen, auf die weiblichen Blüten fallen, so gleiten sie an den aufgerichteten Fruchtschuppen zu beiden Seiten des Kieles hinunter und gelangen zwischen die Fortsätze der Samenanlagen. Hier bleiben sie an der Mikropylenflüssigkeit haften und werden allmählich in die Mikropyle eingesogen, wo sich an der Spitze des Nucellus eine Einsenkung gebildet hat (73).

Nach der Befruchtung bleiben die jungen Zapfen gewöhnlich noch bis zum Herbst aufrecht stehen und nehmen auch später nur eine aufrecht-abstehende, horizontale oder schräg nach unten gerichtete Lage ein. Die weitere Ausbildung und Entwickelung des Zapfens verläuft nach Kramer[1]) in derselben Weise, wie bei *P. silvestris*. Die Zapfen stehen häufig zu zwei oder mehreren beisammen, haben im unreifen Zustand eine violette Farbe, sind bei manchen Abarten bereift, reifen im Herbst des zweiten Jahres und öffnen sich im darauffolgenden Frühjahr, um die Samen auszustreuen, worauf sie noch lange an den Zweigen sitzen bleiben können. Im Ofengebiet öffnen sich nach den langjährigen Beobachtungen von J. Roner in Zernetz die Zapfen schon von Mitte Oktober bis Ende November des 2. Jahres; die reifen geöffneten Zapfen können in seltenen Fällen bis zum 21., ja sogar bis zum 30. Jahr stehen bleiben[2]). Die bedeutenden Unterschiede in der Grösse und Färbung der Zapfen, sowie in der Form der Apophysen sind eingangs besprochen; eine ökologische Bedeutung dieser Verschiedenheiten ist nicht bekannt, und auch nicht ersichtlich, aus welchem Grunde Huth (81) *P. uncinata* unter die Klettpflanzen einreiht. Die Samen sind etwas grösser und mit einem etwas kleineren Flügel versehen, als die von *P. silvestris*, mit denen sie im übrigen in Struktur und Verbreitungseinrichtung übereinstimmen. — (K.)

7. Pinus nigra Arnold. var. austriaca Höss. Schwarzkiefer.

(Bearbeitet von Kirchner).

Von einer ähnlichen Anspruchslosigkeit hinsichtlich der Bodennährstoffe und des Wassers, wie die gemeine Kiefer, ist die Schwarzkiefer wärmebedürftiger, aber in nicht so hohem Masse lichtbedürftig, als jene. Nach ihrem natürlichen Vorkommen lässt sich vermuten, dass sie Klimate mit heissen Sommern und einer mittleren Jahrestemperatur von wenigstens 7,5° C. verlangt; auch entwickelt sie sich im Frühjahr später als *P. silvestris* und erträgt strenge Winter nicht (224). Bei Anbauversuchen in Norddeutschland und in Norwegen hat man daher die Erfahrung gemacht, dass die Schwarzkiefer zwar in der Jugend, wo die klimatischen Faktoren noch eine verhältnissmässig geringere Rolle spielen, als Waldbaum eine gute Entwickelung zeigt, aber nach 10—20 Jahren mehr oder weniger vollständig zurückgeht (72). Die Transpirationsgrösse beträgt pro Jahr auf 100 g Blatttrockensubstanz nur 9992 g Wasser, bleibt also hinter derjenigen der gemeinen Kiefer etwas zurück (32).

---

[1]) Vergl. S. 201, Anm. 1.

[2]) Nach Beobachtungen von Dr. Brunies und Sch.

Den hauptsächlichsten Standort der Schwarzkiefer bildet die Alpenkalk-Formation, an der Grenze derselben kommt sie auch auf anderen Unterlagen, wie Sandstein, Grauwackenschiefer und Nagelfluhe vor, doch zeigt sie im allgemeinen eine solche Bevorzugung kalkreichen Bodens, dass man sie als eine kalkliebende Holzart bezeichnen darf.[1]) Denn wenn auch die von J. Möller[2]) angestellten Versuche über den Einfluss der Bodenbeschaffenheit auf die erste Entwicklung der Schwarzföhre eine Überlegenheit der in Kalk oder kalkhaltigem Boden erwachsenen jungen Pflänzchen nicht ergeben haben, so werden hierdurch die praktischen Erfahrungen an älteren Bäumen und Beständen nicht widerlegt. Aus der Tatsache, dass die Reinasche der Blatttrockensubstanz 1.92 %, hiervon die Phosphorsäure nur 0.25 % beträgt, schliesst Ebermayer (18), dass die Schwarzkiefer in Bezug auf die Bodennährstoffe noch etwas genügsamer zu sein scheint, als *Pinus silvestris*. Bei der chemischen Untersuchung von Holz, Rinde und Nadeln fanden Fliche und Grandeau[3]) einen Aschengehalt von 2,45 %, davon Phosphorsäure 0,28 %, Magnesia 0,33 %, Kali 0,33 %, Kalk 1.20 %.

Das Verbreitungsgebiet der Gesamtart *P. nigra* Arn. (= *P. Laricio* Poiret) erstreckt sich über Südeuropa vom südlichen Spanien bis zum cilicischen Taurus in Kleinasien. Die Schwarzkiefer (*var. austriaca* Höss), soweit sie in unserem Gebiet ursprünglich vorkommt, hat ihr Verbreitungszentrum in Niederösterreich, wo sie ihre Nordwestgrenze am Tal des von Süden her in die Donau mündenden Traisenflusses findet. Hier nimmt sie nach v. Seckendorff (a. a. O.) eine Fläche von 80700 ha oder 12.7 % der Waldfläche Niederösterreichs ein, wovon 31409 ha auf Bestände mit 50 % und mehr Schwarzkiefern kommen; sie findet sich namentlich im Wiener Walde und auf den am Nordrande der östlichen Kalkalpen sich ausbreitenden Hochebenen, zwischen Mödling im Norden und Gloggnitz im Süden, sowie zwischen Wiener-Neustadt im Osten und Gutenstein im Westen. In den übrigen österreichischen Kronländern Kärnten, Krain, Küstenland, ferner im Banat, in Kroatien und Dalmatien kommt sie nur zerstreut vor, desgleichen in Galizien, der Herzegowina und Bosnien. Im übrigen Gebiet ist sie vielfach als Waldbaum angebaut, so in allen Ländern Österreich-Ungarns und einem grossen Teil des Deutschen Reiches. Die obere Höhengrenze für die Schwarzkiefer liegt in Niederösterreich bei 1113 und 1247 m (224). Nach v. Seckendorff finden sich hier die Schwarzkieferbestände in einer Höhe zwischen 300 und 1300 m, in Kärnten zwischen 600 und 1000, im Banat zwischen 500 und 1100, in Dalmatien zwischen 300 und 950 m.

An der oben erwähnten Nordwestgrenze der Verbreitung der Schwarzkiefer erreichen nach Kerner (91) noch folgende Arten ihre nordwestliche, bezw. nördliche Verbreitungsgrenze: *Carex Michelii, Allium flavum, Iris variegata, Quercus cerris, Thesium ramosum, Erysimum canescens, Reseda phyteuma, Althaea pallida, Linum perenne, L. hirsutum, Cytisus austriacus, Euphorbia epithymoides, Bupleurum Gerardi, Seseli glaucum, S. varium, Sempervivum hirtum, Saxifraga bulbifera, Onosma echioides, Salvia austriaca, Verbascum speciosum, Inula ensifolia, I. oculus Christi, Artemisia austriaca, Centaurea axillaris, Cirsium erisithales, Jurinea mollis, Scorzonera austriaca.*

Im Schwarzföhrenwald fehlen selbst baumbesiedelnde Moose und Flechten; auf dem von dürren Nadeln überdeckten Boden kann nur eine kurze Grasnarbe, Wacholdergebüsche, Zwerggesträuche und wenige Blumen aufkommen (36). Als

---

[1]) v. Seckendorff, A. Beiträge zur Kenntnis der Schwarzföhre. I. Teil. Wien 1881.
[2]) Mitteilungen aus dem forstl. Versuchswesen Österreichs. Heft 2. 1877.
[3]) Annales de chimie et de physique. 1873. p. 383.

typische Begleiter nennt Günther Beck[1]) *Juniperus communis*, *Crataegus monogyna*, *Berberis vulgaris*, alle spärlich und vereinzelt; erst am Waldrand tritt *Erica carnea*, *Aronia* und *Daphne cneorum* auf, von Zwergsträuchern erscheinen *Genista pilosa* und *Polygala chamaebuxus*; unter den Gräsern sind *Sesleria caerulea* und *Brachypodium pinnatum* die häufigsten (beide kalkhold!), unter den vereinzelten Stauden trifft man *Monotropa*, *Cyclamen* und *Helleborus niger*.

In ihrer Lebensgeschichte zeigt die Schwarzkiefer eine so grosse Übereinstimmung mit der gemeinen Kiefer, dass hier nur die Abweichungen von letzterer, soweit Untersuchungen darüber vorliegen, angeführt zu werden brauchen. Die Keimfähigkeit der Samen beträgt durchschnittlich 67 % und erhält sich während 2—3 Jahren. Die Keimung wird nach Jaschnow[2]) günstig beeinflusst, wenn die Keimtemperatur von 17,5—20° C zeitweise auf 25° C erhöht wird; sie erfolgt bei Frühlingssaat in 3—4 Wochen und verläuft wie bei *P. silvestris*. Von in der Dunkelheit erwachsenen Keimlingen fand Wiesner 93 % ergrünt. Die mit 5—10, meistens 7 Kotyledonen versehene Keimpflanze ist kräftiger als die der gemeinen Kiefer; die Kotyledonen sind ca. 35 mm lang und wie die Primärblätter von einer blaugrünen Farbe (186). Die letzteren sind am Rande gezähnt und im 1. Jahre in der Regel die allein entwickelten Laubblätter. Auch im 2. Jahre und am Grunde von Seitentrieben noch im 3. Jahre kommen sie zum Vorschein. Die zweinadeligen Kurztriebe werden ausnahmsweise bereits im 1. Jahre entwickelt, regelmässig aber im zweiten. Der Unterschied gegen junge Pflanzen der gemeinen Kiefer wird nun an der bedeutenderen Länge der Nadeln bemerklich, doch ist der Höhenwuchs der Pflanzen in den ersten Lebensjahren geringer, als bei jener (29a). Nach den Untersuchungen von Ph. Flury[3]) beträgt (auf Tonboden)

im Alter von	die durchschnittliche Höhe in cm bei		
	grossen	mittelgrossen	kleinen Pflanzen
1 Jahr	4	2	1
2 „	8	5	4
3 „	20	12	7
4 „	39	24	13
5 „	59	35	24
6 „	115	72	46

Die Wurzelentwickelung ist schon in der Jugend weniger kräftig als bei *P. silvestris*; an 3—5jährigen Pflanzen gehen vom Wurzelhalse einige kräftige Herzwurzeln aus, von denen sich lange, in die Tiefe wachsende Seitenstränge abzweigen. Die Saugwurzeln sind derber als die der gem. Kiefer, und gehören bei 5jährigen Exemplaren meistens der 4. und 5. Verzweigungsordnung an; sie bilden einfache kleine Gabeln oder sind mehrfach gabelig verästelt, sehr häufig stehen sie in zahlreichen dichten Knäueln beisammen, welche die Triebwurzeln auf mehrere cm Länge bedecken. Im Winter sind die Wurzeln intensiv braun gefärbt, die gebräunten Teile der Triebwurzeln sind häufig mit langen Wurzelhaaren versehen (19). Die Seitenwurzeln erreichen an älteren Bäumen eine Länge von 6—8 m und darüber; sie verbreiten sich teils weithin an der Oberfläche, teils dringen sie in lockerem Boden sehr tief ein. Auf den Kalkgebirgen, wo nur wenig Bodenkrume vorhanden ist, laufen sie oft ganz nackt

[1]) Günther Beck, Ritter von Managetta, Flora von Hernstein in Niederösterreich, Wien 1884, S. 6—10.

[2]) Botan. Jahresbericht. Bd. 13, Abt. 1, 1885, S. 20.

[3] Mitteil. d. Schweizer. Centralanstalt f. d. forstl. Versuchswesen. Bd. 4, 1895, S. 189.

über die Felsen hin, bis sie in Spalten eindringen können.[1]) Wie bei den verwandten Arten, können sich auch bei der Schwarzkiefer die Wurzeln zu Mykorrhizen umbilden; nach den Beobachtungen von A. Engler (19) geschah dies in einem humusarmen Boden meistens; v. Tubeuf beobachtete reichliche Bildung von ektotrophen Mykorrhizen auf gut gedüngtem humosen Ackerboden[2]).

Der allmähliche Aufbau der Verzweigungen des Stammes und die spätere Herausbildung der Krone vollziehen sich unter denselben Einzelerscheinungen, wie bei *P. silvestris*. Auf günstigem Boden behält der Baum nach v. Seckendorff bis ins hohe Alter einen geraden stämmigen Wuchs, an manchen Örtlichkeiten, besonders bei nicht sehr in die Tiefe gehendem Wurzelsystem ist dagegen der Höhenwuchs geringer und bildet sich eine fächer- oder schirmförmige Krone aus. Im allgemeinen ist die Krone im Verhältnis zur Baumhöhe von grösserem Umfang als bei *P. silvestris*, und der Baum macht deshalb, zugleich mit dem gedrungeneren Bau seiner Krone, in deren Innerem nach J. Wiesner[3]) nur eine Lichtintensität von $^1/_{11}$ des totalen Tageslichtes herrscht, ferner mit seiner dichteren, kräftigeren und längeren Benadelung den Eindruck üppigeren Wachstumes (30).

Die Nadeln der Kurztriebe stehen zu 2, ausnahmsweise zu 3 beisammen, haben eine Länge von 5—17 cm bei 1,5—2 mm Dicke und eine auf Ober- und Unterseite gleichmässig dunkelgrüne Farbe; sie sind steif und spitz, am Rande sehr fein gesägt, grade oder etwas gekrümmt, aber wenig oder nicht gedreht. Von den Schuppenblättern am Grunde des Kurztriebes sind die zwei untersten halb umfassend, steif und kurz, von ockergelber Farbe, die nächstfolgenden ganz umfassend, länglich und zugespitzt, die folgenden 4—6 dünner, gelblichweiss, und die obersten weiss, ins graue übergehend, an der Spitze zerrissen; im Alter werden diese Scheiden immer kürzer und schwärzer. An den jüngsten Trieben stehen die Nadeln ziemlich aufrecht, später spreizen sie sich allmählich senkrecht von den Zweigen ab, was gewöhnlich im 3. Jahre erfolgt; noch ältere Nadeln neigen sich nach abwärts. Sie zeigen an den aufeinander folgenden Trieben dieselbe Zu- und Abnahme der Länge, wie die der gemeinen Kiefer.

In ihrem anatomischen Bau ist im Vergleich zu den Nadeln von *Pinus silvestris* die annähernd gleich dichte Verteilung der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite (in der Regel 9 Längsreihen auf der oberen, 12 auf der unteren Seite), sowie das Vorhandensein eines 1—2, bisweilen 4—5 Zellreihen mächtigen, aus stark verdickten Fasern bestehenden Hypoderms zu erwähnen, welchem die Nadeln ihre grosse Derbheit verdanken. Die Harzkanäle, deren ausser den beiden randständigen in der Regel noch 1 auf der ebenen und 2 auf der gewölbten Seite vorhanden sind, liegen im Chlorophyllparenchym, sind von 6—9 sezernierenden Zellen umgeben und von einer Schicht von Sklerenchymfasern umscheidet; die beiden im Transfusionsgewebe liegenden Gefässbündel sind einander genähert.

Das Lebensalter der Nadeln beläuft sich auf $2^1/_2$—8 Jahre, meistens beträgt es $3^1/_2$—$4^1/_2$ Jahre[4]), ist also durchschnittlich höher als bei der noch mehr lichtbedürftigen gemeinen Kiefer. Die jungen Nadeln sind nach den Untersuchungen von Fliche und Grandeau[5]) an Wasser ziemlich reich, da sie 71% davon enthalten, vom Ende des 1. und während des 2. und 3. Jahres sinkt ihr

---

[1]) v. Seckendorff, a. a. O.

[2]) Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtschaft. Bd. 1, 1903, S. 82.

[3]) Sitzungs-Ber. der k. k. Akademie d. Wiss. Wien. Mathem.-naturw. Klasse. Bd. 104. Abt. 1. 1895. S. 605.

[4]) May, K. J. in Zeitschrift f. Forst- u. Jagdwesen. Bd. 26. 1894. S. 648—660.

[5]) Annales de chimie et de physique. 1877. 5 sér. tome 11. p. 224—243.

Wassergehalt auf 57% und gegen das Ende ihres Lebens auf 40%; der Stickstoffgehalt, der im 1. Jahre 1,20—1,33% der Frischsubstanz beträgt, sinkt im 3. Jahre auf 0,78—0,53%, die Aschenbestandteile dagegen nehmen immerfort zu; sie betragen in der Jugend 1,63%, vor dem Absterben 4,55% der Frischsubstanz. Diese Zunahme kommt auf Rechnung der Kieselsäure und namentlich des Kalkes, dessen Menge in jungen Nadeln nur 15,53%, in vierjährigen dagegen 70,47% der Asche beträgt; der Phosphorsäuregehalt verringert sich von 27,89% in jungen auf 5,94% in alten Nadeln am Anfang ihres 5. Lebensjahres, und der Kaligehalt, welcher anfangs 26,32% beträgt, ist in der Mitte des 4. Lebensjahres nur noch in Spuren nachweisbar. Das Abwerfen der Kurztriebe nach dem Absterben der Nadeln vollzieht sich wie bei *P. silvestris*.

Die Winterknospen stehen am Haupttriebe gewöhnlich zu 6—7, an den Seitenzweigen zu 2—4 am Gipfel beisammen; die mittlere, welche die Verlängerung des Triebes bewirkt, ist am kräftigsten gebaut, sie hat eine Länge von 20—30 mm, eine Dicke von 7—9 mm. Alle Knospen sind länglich, am Ende stark zugespitzt, glänzend und von hell kastanienbrauner Farbe; die sehr zahlreichen (über 350) Knospenschuppen sind mehr in die Länge gezogen, sonst aber von ganz ähnlichem Bau, wie bei der gemeinen Kiefer; die unteren sind im Herbst nach rückwärts zurückgebogen, die oberen liegen an und sind durch weisses Harz miteinander verklebt (v. Seckendorff a. a. O.). Der unterste Teil dieser Schuppen ist grün und saftig und hat in seinem Bau viel Ähnlichkeit mit den Nadeln: in der Mitte sind 2 schwache, durch 1—2 Parenchymreihen von einander getrennte Gefässbündel vorhanden, auch von dem Transfusionsgewebe findet sich eine Andeutung und die Harzkanäle sind normal gelagert. Im oberen trockenen Teil der Schuppe sind kaum noch erkennbare Gefässbündel und Harzkanäle und wenige verzerrte Parenchymzellen die letzten Andeutungen des ursprünglichen Blattbaues, der Hauptsache nach besteht dieser Schuppenteil aus stark verdickten, mit Tüpfelkanälen versehenen Elementen, woran der dünne, häutige Rand sich anschliesst. Die oberen Knospenschuppen sind bedeutend zarter als die äusseren (53). Im ganzen stellen diese Schuppen eine 5—6schichtige Knospenhülle dar, aber davon liegen immer nur 2 Schuppen mit ihrer Mittellinie übereinander, die übrigen Schichten kommen auf die dünnen Ränder (59). Wenn jedoch hieraus Grüss den Schluss zieht, dass die Schwarzkieferknospen, selbst im Verhältnis zu *Pinus pinaster*, weniger gut gegen Wasserverlust geschützt seien, und der Baum keine grosse Trockenheit ertrage, so wird dies durch die vorher mitgeteilten Beobachtungen über seine geringen Ansprüche an Feuchtigkeit widerlegt.

Über den Gang des Höhenwachstumes liegen keine so genauen Angaben, wie bei der gemeinen Kiefer vor; unter mittleren Verhältnissen erwachsene Schwarzkiefern pflegen im Alter von

10	Jahren	eine	Höhe	von	ca.	1,5	m
20	„	„	„	„	„	4	„
30	„	„	„	„	„	6	„
40	„	„	„	„	„	8—9	„
50	„	„	„	„	„	10—11	„
60	„	„	„	„	„	12—13	„
70	„	„	„	„	„	13—14	„
80	„	„	„	„	„	15—16	„
90	„	„	„	„	„	16—17	„
100	„	„	„	„	„	17—18	„

zu haben (30, v. Seckendorff). Nach Messungen, welche Böhmerle (5) an den Gipfeltrieben verschieden alter, gefällter Bäume anstellte, beträgt der durch-

schnittliche jährliche Längenzuwachs der letzten 5 Jahre im Alpengebiet oberhalb 500 m Seehöhe

im Alter von	cm	im Alter von	cm	im Alter von	cm
30 Jahren	40	80 Jahren	12,2	130 Jahren	8,2
40 „	22	90 „	11,4	140 „	8,2
50 „	19,6	100 „	10,6	150 „	6,2
60 „	17,4	110 „	10,4	160 „	5,8
70 „	14,6	120 „	9,6	170 „	5,4

Anscheinend geben diese Zahlen nur ein Bild von dem absteigenden Aste der Höhenwachstums-Kurve, und fällt deren Gipfel vor das 30. Lebensjahr des Baumes. Ob das Dickenwachstum des Stammes eine ähnliche Periodizität zeigt, darüber geben die Mitteilungen von v. Seckendorff und Böhmerle keine ausreichende Auskunft. Der Baum erreicht eine Höhe bis zu 35 m bei einem Stammdurchmesser von 1 m und darüber (224).

Im primären Bau der Sprossachsen findet man unter der Epidermis ein aus 3—4 Schichten bestehendes, grosszelliges Hypoderm, das darunter liegende Rindenparenchym enthält regelmässig verteilte Harzkanäle. Gegen Ende der ersten Vegetationsperiode beginnt unterhalb des Hypoderms die Peridermbildung, und sehr bald verdicken sich die äussersten Peridermzellen sklerotisch und bilden dadurch eine Steinzellenlage, welche die erste Borkeschuppe abtrennt. Gewöhnlich ist an 3jährigen Achsen das Periderm noch von der Epidermis bedeckt, im 5. Jahre ist diese abgestossen. Innerhalb der ersten und der folgenden Korkhäute sind mächtige Lagen primärer Rinde samt deren Harzkanälen enthalten; die Borkebildung beginnt sehr frühzeitig, ihre Abstossung aber selten vor dem 8. Jahre. Die äusseren Zellreihen der trennenden Korkschichten verwandeln sich in grosse Steinzellen und diesen Sklerenchymplatten entlang trennen sich die Borkeschuppen von einander. Am 10—12 Jahre alten Gipfelspross pflegt die primäre Rinde durch die Borkebildung verbraucht zu sein, nachher finden sich in der sekundären Rinde keine Harzkanäle mehr vor (53). Vor Beginn der Korkbildungen haben die jungen Triebe eine grüngelbe Farbe und sind mit den schuppenförmigen Tragblättern der Kurztriebe besetzt. Diese Schuppen bilden unten ein kräftiges erhabenes Blattkissen, während ihre obere zugespitzte, freie Hälfte abfällt und dabei einen nagelartigen, zurückgebogenen, rotbraun gefärbten Geweberest zurücklässt. Mit dem Beginn und Fortschreiten der Peridermbildung nehmen die Zweige erst eine braune, später eine aschgraue Farbe an und durch die Ausbildung der Borkeschuppen verschwinden die Blattkissen, durch welche der junge Zweig gefurcht erscheint. An älteren Stämmen hat die Borke eine heller oder dunkler graue Färbung, ist der Länge nach aufgerissen und blättert in Form von flach muschelförmigen, wellig umgrenzten, höchstens 3 mm dicken Schuppen ab (v. Seckendorff, 53). Die Schuppenborke reicht bis in die Krone hinein und bildet mit ihrer oft schwarzgrauen Färbung einen auffallenden Gegensatz zu dem Aussehen der gemeinen Kiefer. Die späteren Borkebildungen greifen sehr tief in die sekundäre Rinde ein; der Anteil der Borke (mit Einschluss der sekundären Rinde) am ganzen Stamme, das sog. Borkenprozent, fällt vom Fusse des Stammes gegen dessen Mitte und steigt gegen den Gipfel hin; es steigt ferner bei gleichbleibendem Volumen des Stammes mit dem wachsenden Alter, fällt aber bei gleichem Alter mit der Zunahme des Stamm-Volumens. Nach diesen Verschiedenheiten schwankt das Borkenprozent (5)

im Alter von		im Alter von	
1—10 Jahren	von 27—57	41—50 Jahren	von 26—54
11—20 „	„ 31—58	51—60 „	„ 23—28
21—30 „	„ 31—58	61—70 „	„ 17—29
31—40 „	„ 24—51	91—100 „	„ 12—36

Das spezifische Gewicht der Borke nimmt gegen den Gipfel des Baumes zu und beträgt durchschnittlich 0.475 am Grunde und 0,900 am oberen Ende des Stammes (53).

Das Holz der Schwarzkiefer ist von dem der gemeinen Kiefer anatomisch kaum unterscheidbar, doch ist der rötlichbraune Kern in der Regel schmäler. Die Harzgänge sind nach J. Möller[1]) von bedeutender Länge und kommunizieren mit einander, wie bei *Pinus silvestris,* vermittelst der in den Markstrahlen horizontal verlaufenden Harzkanäle, mit denen sie sich kreuzen. Das spez. Gewicht des Holzes nimmt im allgemeinen von der Stammbasis gegen den Gipfel ab. es beträgt nach v. Seckendorff im frischen Zustande 0,909—1,123. im lufttrocknen 0.62—0,71. im Mittel 0,67 (30).

Die Schwarzkiefer erreicht ein hohes Alter, die älteste von v. Seckendorff untersuchte war über 584 Jahre alt.

Die Blühbarkeit tritt an frei stehenden Bäumen im 15.—20., im Bestande etwa mit dem 30. Lebensjahr ein. und alle 2—3 Jahre ist ein Samenjahr. Das Blühen erfolgt im Mai. ungefähr 10—14 Tage später als bei *P. silvestris,* mit welcher die Blütenverhältnisse eine grosse Übereinstimmung zeigen. Zwitterblüten sind von Th. Bail[2]) beobachtet worden. Die männlichen Blüten stehen zu 3—10 und mehr an der unteren Hälfte eines diesjährigen Zweiges, der sich später aus der Mitte des Blütenstandes hervorstreckt und in seiner oberen Hälfte Kurztriebe mit Nadelpaaren entfaltet. Die Blüten sind von lebhaft gelber Farbe, stehen ziemlich aufgerichtet und haben eine bedeutendere Grösse und einen längeren Stiel. als die von *P. silvestris;* sie sind zylindrisch, ca. 25 mm lang. Die nach $^{5}/_{13}$ gestellten Staubblätter rücken während des Blühens durch Streckung der Blütenachse beträchtlich auseinander, der aufrechte grosse, fein gezähnelte Konnektiv-Kamm ist purpurn schattiert. Die weiblichen Blüten stehen einzeln oder zu mehreren an der Spitze der jungen Zweige, sind sehr kurz gestielt und lebhaft rot gefärbt; die an der Spitze mit einem kegelförmigen Fortsatz versehenen Fruchtschuppen stehen nach $^{5}/_{13}$-Stellung (224, 17). Nördlinger (150) beobachtete, dass zum ersten mal blühende Bäume nur weibliche Blüten und später taube Zapfen trugen.

Nach der Bestäubung färben sich die jungen Zapfen blauviolett und bleiben aufrecht, seltener nehmen sie eine abstehende, horizontale oder abwärts geneigte Stellung ein; die Befruchtung erfolgt erst ein Jahr nach dem Blühen. Die im Herbst des zweiten Jahres reifenden Zapfen sind sehr kurz gestielt, von einer länglich-eiförmigen oder ei-kegelförmigen Gestalt, braungelber Farbe und bis 7 cm lang; im Frühling oder Sommer des 3. Jahres öffnen sich ihre Schuppen, um die Samen ausfliegen zu lassen, worauf die Zapfen abfallen. Die Samen sind 5—7 mm lang, grau und braun gefleckt und mit einem braunen, bis 25 mm langen, 5—6 mm breiten Flügel versehen; sie haben ein Gewicht von 16—19 mgr. und dürften deshalb wohl eine geringere Verbreitungsfähigkeit besitzen als die Samen der gemeinen Kiefer. Nach Jahne[3]) enthalten frische Samen 9.66 % Wasser, 28,62 % Ätherextrakt, 26,45 % Rohfaser. 16,95 % Proteïn. 2.76 % Asche, 15,56 % Harze und stickstofffreie Extraktstoffe. Der Embryo ist weiss oder lichtgelb gefärbt und trägt 5—7 Kotyledonen.

Von Delpino[4]) wurde die Beobachtung gemacht, dass isolierte Bäume immer steril waren, zwar reiften die Zapfen und die Samenschalen sehr gut aus,

---

[1]) Mitteilungen aus d. forstl. Versuchswesen Österreichs. Heft 15. 1878.

[2]) Verhandl. d. Naturf. Gesellsch. Danzig. N. F. Bd. 2. 1869.

[3]) Centralblatt f. das ges. Forstwesen. Bd. 7, 1881, S. 364.

[4]) Note ed osservazioni botaniche. Decuria seconda. 1890, p. 5.

aber die Samen enthielten keinen Embryo; dies würde auf Unwirksamkeit der Bestäubung mit Pollen von demselben Individuum schliessen lassen.

Die Schwarzkiefer lässt sich leicht auf die gemeine Kiefer pfropfen und auch ihrerseits sich als Unterlage für verwandte Arten verwenden.[1])

8. **Pinus pinaster Sol., Seestrands-Kiefer.** (Bearbeitet von Kirchner).

Trotz ihrer grossen Ähnlichkeit mit der Schwarzkiefer in morphologischer und entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht zeigt die Seestrandskiefer manche ökologische Eigentümlichkeiten. durch welche ihre andersartige geographische Verbreitung und ihr Vorkommen an andern Standorten sich erklären.

Sie bedarf zu ihrer Entwicklung grösserer Wärme, ist gegen niedere Temperaturen empfindlicher als die Schwarzkiefer, und macht an die Beleuchtung eben so hohe Ansprüche wie *Pinus silvestris;* daher verlangt sie ein Klima. in dem die mittlere Jahrestemperatur nicht unter + 12°. die mittlere Wintertemperatur nicht unter + 6° C sinkt. Selbst in ihrem natürlichen Verbreitungsbezirk ist sie gegen Winterfrost sehr empfindlich und kann in kalten Wintern ganz zu Grunde gehen (**150**). Sie ist ferner psammophil, beansprucht unter günstigen Verhältnissen wenig Bodenfeuchtigkeit und gedeiht noch auf einem oberflächlich dürren und sterilen Sandboden, wenn derselbe nur tiefgründig und im Untergrund einigermassen feucht ist. Ungemein rasch entwickelt sie sich im feuchtwarmen Seeklima und auf dem lockeren Kieselsandboden der Gascogne[2]). Daher eignet sich diese Kiefer wie keine andere Nadelholzart zur Aufforstung der Sandflächen und der Sanddünen an den Küsten des Mittelmeeres und der innerhalb der wärmeren gemässigten Zone gelegenen Gestade des atlantischen Ozeans (**224**). Den Namen Seestrandskiefer führt sie übrigens mit geringerem Recht als die nahe verwandte *P. halepensis* Mill., da sie durch den Salzgehalt des in der Luft zerstäubenden Seewassers in der Nähe der Küste an ihren Nadeln geschädigt wird[3]) und eingeht. wo ihre Wurzeln vom Meerwasser bespült werden (**150**). Besser als auf Meeressand gedeiht die Seestrandskiefer auf einem tiefgründigen Verwitterungs- oder zerklüfteten Gesteinsboden von Sandstein. Grauwacke. Granit und andern Silikatgesteinen. weniger gut auf Kalk und Dolomit (**224**). Nach den Ergebnissen der Untersuchungen von F. Fliche und L. Grandeau[4]) muss man den Baum im Gegensatz zur Schwarzkiefer gradezu als kalkfliehend bezeichnen, denn diese Forscher fanden, dass er (in der Champagne) unter sonst sehr ähnlichen Bedingungen nur auf Ton, sandigem Ton oder Sand mit einem Kalkgehalt von 0.35 % im Obergrund und 0.20 % im Untergrund ein gutes Gedeihen zeigt, auf einem Gemenge von Kreidekalk und tertiärem Boden nur höchst kümmerlich und auf dem blossen Kreidekalk gar nicht fortkommt. In der Asche gut gewachsener Pflanzen, die 1.32 % der Trockensubstanz betrug, wurden 0.12 % Phosphorsäure. 0.26 % Magnesia. 0.53 % Kalk, 0.21 % Kali festgestellt, und aus dem Umstande. dass auf ungünstigem Boden gewachsene Exemplare viel mehr Kalk und viel weniger Kali enthielten. ziehen Fliche und Grandeau den Schluss. dass der hohe Kalkgehalt des Bodens die Aufnahme des an sich in genügender Menge vorhandenen Kali und damit die Produktion der Kohlehydrate beeinträchtige.

In unser Gebiet reicht die Seestrandskiefer nur auf der Quarnero-Insel Lussin herein. im übrigen bildet sie in der immergrünen Region des Mittelmeer-

[1]) Teichert. O. in Lebl's Illustr. Gartenzeitung. Bd. 25. 1881. S. 35.

[2]) A. Engler in Schweizerische Zeitschrift f. Forstwesen. Bd. 53. 1902. Nr. 5—7.

[3]) L. Anderlind in Forstl.-naturwiss. Zeitschrift. Bd. 6. 1897. S. 247.

[4]) Annales de chimie et de physique. 1873. p. 383.

gebietes Bestände und hat hier im Westen ihre hauptsächlichste Verbreitung. Sie erstreckt sich von Portugal bis Griechenland, von Dalmatien im Norden bis Sizilien und Algier im Süden, und steigt in Spanien bis 1300, auf Korsika bis 1000 m auf (224). Angebaut findet sie sich besonders im südwestlichen Frankreich, wo sie in den Landes Wälder von ungeheurer Ausdehnung bildet, und gedeiht noch im südlichen England und selbst an der Küste des südlichen Norwegen; hie und da ist sie auch in Süddeutschland und in Österreich angepflanzt worden, doch hat man wegen ihrer grossen Frostempfindlichkeit im allgemeinen keine guten Erfahrungen damit gemacht (30).

In den lichten Wäldern der Seestrandskiefer in den Landes entwickelt sich gern der junge, aus dem Samenabflug hervorgegangene Aufwuchs oder ein dichtes Unterholz von *Ulex europaeus*, *Sarothamnus vulgaris*, *Erica arborea*, *E. cinerea*, *E. ciliaris*, *E. vagans*, *E. scoparia*, *Calluna vulgaris*, *Juniperus communis*, *Pteridium aquilinum*, *Quercus humilis*. [1])

Die Keimfähigkeit der Samen beträgt durchschnittlich 59 %, die Keimung und erste Entwickelung verläuft wie bei *P. nigra;* die 7—9 Kotyledonen sind gegen 30 mm lang, von mattgrüner Farbe, ganz glatt, die Primärblätter haben dieselbe Farbe und sind an beiden Kanten deutlich gesägt (186). In den ersten Lebensjahren entwickelt die sehr raschwüchsige Pflanze an den Stamm- und Zweigtrieben fast ausschliesslich Primärblätter, die Bildung von zweinadeligen Kurztrieben scheint wie die von Quirlästen gewöhnlich im 3. Jahr zu beginnen. Auf günstigen Standorten erreichen einjährige Pflanzen bereits eine Höhe von ca. 30 cm, im Alter von 10 Jahren werden sie 3—4, im Alter von 20 Jahren 8—10 m hoch, und im 60.—80. Jahre erreichen sie eine Höhe von 20—25 m bei 40—60 cm Stammstärke. Dagegen sinkt die Wachstumsenergie frühzeitig, im ganzen erreicht der Baum eine Höhe von mehr als 30 m bei einem Stammumfang von 4—5 m. Der Stamm ist meistens schlank säulenförmig, die Krone auch an alten Bäumen gewöhnlich von einem regelmässigen Bau und pyramidaler, sich wenig abwölbender Form, dichter und dunkler, als bei der Schwarzkiefer (30, 224).

Die Bewurzelung ist stark und besteht aus einer tiefgehenden Pfahlwurzel mit vielen, teils tief eindringenden, teils oberflächlich verlaufenden Seitenwurzeln. Von der Ausbildung dieses Wurzelsystems hängt das Gedeihen und die Schnellwüchsigkeit des Baumes hauptsächlich ab, bei Tiefgründigkeit des Bodens nimmt er desshalb fast mit jeder Unterlage vorlieb, wenn sich aber die Pfahlwurzel nicht entwickeln kann, so leidet er, zumal bei durchnässtem Boden, sehr unter dem Winde[2]). Ektotrophe Mykorrhizenbildung ist zuerst von Frank[3]) bemerkt worden, eine solche, an der sich weisse Mycelstränge sehr reichlich beteiligten, hat v. Tubeuf[4]) an jungen Pflanzen auf gedüngtem Boden beobachtet; zugleich konnte er zeigen, dass eine frühere Angabe von Frank (a. a. O.) über das Vorkommen abweichender, wurzelhaarartiger Mykorrhizen auf einem Irrtum beruhte.

Die zu 2, bei jungen Pflanzen manchmal zu 3 an den Kurztrieben stehenden Nadeln sind 12—20, bisweilen bis 25 mm lang, gegen 3 mm dick und etwas gedreht, ihre Niederblattscheiden sind 12 mm lang, anfangs weisslich, später bräunlichgrau gefärbt, die Schuppenblätter selbst sind von einem zarten Bau. Die Nadeln stimmen in anatomischer Hinsicht ganz mit denen der Schwarzkiefer überein, nur sind an den beiden Gefässbündeln Sklerenchymfasern an deren oberer Seite sowie zwischen ihnen angeordnet, während sie bei *P. nigra* ent-

[1]) Engler a. a. O.

[2]) De Béhague in Comptes rendus de l'Acad. d. sc. t. 78. 1874. p. 573.

[3]) Berichte der Deutschen Bot. Ges. Bd. 5. 1887. S. 399.

[4]) Arbeiten aus der Biologischen Abteilung am Kaiserl. Gesundheitsamte. Bd 2. 1901. S. 366.

weder ganz fehlen oder an der Unterseite der Gefässbündel liegen[1]); das Assimilationsgewebe besteht nach W. Zang[2]) jederseits nur aus 2 Schichten von regelmässigen, mit grossen, radial stehenden Falten versehenen Armpalissadenzellen. Die Lebensdauer der Nadeln beträgt 3—4 Jahre; sie stehen dicht am Ende der Zweige angeordnet, deren unterer Teil nur mit Schuppen besetzt ist.

Die Winterknospen sind dick walzenförmig, können 3—5 cm lang werden, und haben eine braune Farbe; ihre Schuppen sind rotbraun, an der Spitze zurückgekrümmt, und bilden eine feste, 4schichtige Hülle. Am Rande sind die Knospenschuppen mit weissen, ineinander verwebten Fransen versehen, im mittleren Teile stark verkorkt; Harzschichten sind nur zwischen den Schuppen abgelagert, sodass die Knospen aussen harzfrei erscheinen (30, 59). Bei der Entwickelung der Knospen kommt Prolepsis, wenigstens an jüngeren Exemplaren, häufig vor, indem auf einen vorläufigen Knospenschluss im Sommer ein bis in den Herbst andauerndes und erst im Winter zurückgehaltenes Austreiben folgt, welches jedoch ein langsameres Wachstum als an den Frühjahrsschossen erkennen lässt (30).

Mit Beginn der ersten Peridermbildung, welche wie bei *P. silvestris* zu stande kommt (53), nehmen die Zweige eine matt rotbraune Färbung an, später werden die Korkschichten grau und schon frühzeitig entsteht eine dicke, grobschuppige, inwendig rotbraun gefärbte Borke, welche im Alter tief längsrissig und von dunkel graubrauner Färbung ist. Die Rinde enthält nach Crouzel[3]) ca. 20 % Tannin.

Das Holz zeigt breite Jahresringe und ist sehr harzreich, grobfaserig, aber wenig zähe, das Kernholz hat eine rotbraune Farbe; das spez. Trockengewicht des Holzes beträgt 0,52—0,77, im Mittel 0,64 (30). Der Harzbalsam der Seestrandskiefer, sog. Bordeaux-Terpentin, enthält nach Tschirch und Brüning[4]) freie Harzsäuren, nämlich Pimarsäure $C_{14}H_{22}O_2$, 1-Pimarsäure $C_{20}H_{30}O_2$, 2 α- und β-Pimarolsäure $C_{18}H_{26}O_2$, ferner Resen, ätherisches Öl, Spuren von Bernsteinsäure, etwas Bitterstoff, Farbstoff und Wasser.

Der Baum kann ein Alter von mehreren hundert Jahren erreichen (224).

Er wird oft schon im 10.—15. Lebensjahr blühbar, in einzelnen Fällen sind sogar an den Nachschossen 5jähriger Pflanzen weibliche Blüten beobachtet worden (30); doch bleiben in diesem frühen Alter die Zapfen taub (150). Die Blütezeit ist etwa 14 Tage später als bei *P. silvestris* und fällt in den April oder Mai.

Mit der letztgenannten Art zeigt die Seestrandskiefer im Bau und in der Bestäubungseinrichtung so viel Ähnlichkeit, dass hier nur die geringfügigen Unterschiede angegeben zu werden brauchen. Die gedrängt und zahlreich beisammen stehenden männlichen Blüten sind bis 20 mm lang, von eiförmiger Gestalt und goldgelber Farbe, ihre Antheren tragen einen grossen, aufgerichteten rundlichen, unregelmässig gezähnten rötlichen Konnektivkamm. Die weiblichen Blüten sind gestielt, 10—15 mm lang, violettrot, einzeln oder zu 2—8 und noch zahlreicher quirlförmig an den Triebspitzen angeordnet, nicht selten dicht am Stamm oder auch an den unteren Ästen (224, 30). Ihr mit dem von *P. silvestris* im wesentlichen übereinstimmender Bau ist von F. Delpino (32) ausführlich beschrieben worden. Die Bildung von Zwitterblüten wurde von Goebel (55) an einem wahrscheinlich zu *P. pinaster* gehörenden Baum (am Busen von Salerno) beobachtet; hunderte von männlichen Blüten, welche gegen

[1]) Koehne, E. Deutsche Dendrologie. Stuttgart. 1893. S. 38.

[2]) Die Anatomie der Kiefernadel. Dissert. Giessen 1904.

[3]) Botan. Jahresbericht. Bd. 20. Abt. 2. 1892. S. 401.

[4]) Archiv der Pharmacie. Bd. 238. 1900. S. 630.

die Zweigenden hin angeordnet waren, zeigten an ihrem Gipfel Übergänge in weibliche.

Im ersten Jahre haben die Zapfen eine rundlich-ovale Form, später werden sie länglich-kegelförmig, an der Oberfläche glänzend braun und wie lackiert, an der Spitze fast immer schwach gekrümmt. Zur Reifezeit, welche im Spätherbst des 2. Jahres eintritt, sind sie 15—20 cm lang, 5—12 cm dick, von einer länglich- bis breit-ovalen Gestalt. Wenn sich die Schuppen im Winter des 2. oder im Frühling des 3. Jahres öffnen, so sehen ihre Apophysen mattbraun oder unansehnlich graubraun aus. Die kurz gestielten Zapfen sind in der Regel schräg nach abwärts gerichtet[1]).

Die ovalen, oben abgestutzten Samen sind 8—10 mm lang, oberseits glänzend schwarz, unterseits mattgrau mit schwarzen Punkten; ihr Flügel ist gross, bis 40 mm lang, mit einem geraden verstärkten Innenrand und bogig verlaufendem Aussenrand, hellbraun, violett gestreift; der Embryo hat 7—9 Kotyledonen (186). Das Gewicht der Samen beträgt im entflügelten Zustande 15—50 mgr (30). Die älteren Bäume pflegen sehr fruchtbar zu sein, auf Korsika sah sie Rikli (a. a. O.) mit Zapfen aller Altersstufen oft förmlich überladen.

9. **Pinus cembra L., Arve.** (Bearbeitet von Rikli und Kirchner).

Die Arve[2]), im ostalpinen Gebiet allgemein als Zirbe oder Zirbelkiefer bezeichnet, ist ein symbiotropher, immergrüner Baum des Hochgebirges und der Tiefebenen des subarktischen Eurasiens. Er wird selten über 18 m[3]) hoch; Kerner (**95**) gibt als Maximalhöhe 22.7 m an. Mehr als durch seine Höhe wirkt der ausgewachsene Baum durch die charaktervolle, scharf individualisierte Gesamterscheinung, in der sich der Einfluss der den Winden und dem Wetter ausgesetzten Hochgebirgslagen wiederspiegelt. So gilt die Arve mit Recht als das Urbild des widerstandsfähigsten Baumtypus und als die eigentliche Königin des Alpenwaldes (Fig. 124). Als grösster Stammdurchmesser wurde (**95**) 1.7 m beobachtet. Das Verhältnis der grössten Stammhöhe zur grössten Stammdicke beträgt somit 13.32, eine Zahl, die von allen unsern übrigen Waldbäumen bedeutend übertroffen wird, und z. B. bei der Hainbuche 20, Rotbuche 22, Weisstanne 25, Fichte 30, Lärche 33.56 und Kiefer sogar 48 beträgt. In dieser niederen Verhältniszahl kommt der gedrungene Wuchs der Arve deutlich zum Ausdruck; nur die Eibe (mit 3,26) übertrifft die Arve in dieser Hinsicht noch erheblich. Der Baum wird durchschnittlich 350 bis 400 Jahre alt, erreicht aber unter besonders günstigen Umständen ein Alter von 700 oder sogar 800 Jahren, allerdings wohl nur als stehende Baumleiche[4]).

Im Alpengebiet findet sich die Arve auf den verschiedensten geognostischen Unterlagen. Coaz[5]) erwähnt, dass der über 70 ha grosse reine Arvenwald von Tamangur im Scarltal (Unter-Engadin) von den unteren nach den oberen Lagen auf Gneiss, Casannaschiefer und Verrucanokonglomerat stockt; ein Unterschied im allgemeinen Charakter des Waldes lässt sich nach diesen verschiedenen Unterlagen jedoch nicht erkennen. In den Nord- und Südalpen findet sich der Baum

[1]) M. Rikli, Botanische Reisestudien auf einer Frühlingsfahrt durch Korsika. Zürich 1903. S. 96.

[2]) Wo der Baum nicht vorkommt, bezeichnet das Wort Arve auch die Legföhre oder Arle, *Pinus montana* Mill.; s. Brandstetter, T. L., Die Namen der Bäume und Sträucher in Ortsnamen der deutschen Schweiz. Luzern 1902, S. 54.

[3]) Landolt, E. Der Wald. 4. Aufl. 1895, S. 122.

[4]) Buser, O. Über das Auftreten der Arve in der Ostschweiz. Bericht der St. Gallischen naturwiss. Gesellsch. 1896/97. (1898.) S. 81.

[5]) Coaz, J., in Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen. Bd. 53. 1902. S. 4 f.



Fig. 124. Arven am Weg von Findelen zum Riffelhaus, Zermatt. ca. 1900 m.
(Photogr. Verlag Wehrli A. G., Kilchberg-Zürich).

sehr oft auf Kalk, so z. B. am Portail de Fully, an der Dent de Morcles (19) oder selbst auf verwittertem Dolomitkalk, wie im Grödental Südtirols[1]), und im Curfirstengebiet (Kanton St. Gallen) ist der einzige ausgedehntere Bestand des Baumes sogar auf einem alten, zugedeckten Karrenfeld angesiedelt[2]). So scheint der Baum gegen die chemische Beschaffenheit seiner Unterlage ziemlich indifferent zu sein.

Obwohl die Zirbe somit an keine bestimmte Bodenart gebunden ist, so sagt ihr doch ein gewisser Gehalt an Tonerde besonders zu. Jedenfalls begegnen wir in den Ton- und Glimmerschiefergebieten der mittleren Alpenzone den dichtesten und ausgedehntesten Beständen dieser Baumart, und auch in den Kalkalpen sucht sie mit Vorliebe solche Stellen auf, wo die Bodenkrume wenigstens einige Prozent dieser Bestandteile beigemengt enthält. Diese Bevorzugung toniger Böden ist wohl auf die stetige, gleichmässige Bodenfeuchtigkeit dieser Standorte zurückzuführen, denn Feuchtigkeit ist dem Baume erstes Bedürfnis[3]).

Klimatisch muss die Arve als Baumtypus eines sehr kontinentalen Klimas bezeichnet werden; sie verlangt zu ihrem Gedeihen starke Kontraste. Fröste und grosse Winterkälte schaden ihr nicht. Nach Kerner (95) gedeiht sie noch in Gegenden, wo die Temperatur alljährlich wochenlang — 20° C erreicht. Das Hauptarvengebiet der Schweiz, das Oberengadin hat folgende Januarmittel: Sils — 8,48° C, Bevers — 10,45° C, und Hann[4]) gibt für das Mündungsgebiet der Lena eine mittlere Januartemperatur von — 36,9° C, für Werchojansk sogar eine solche von — 51,2° C an. Die jährliche Unterbrechung der Vegetation dauert 7—9 Monate. Während der kurzen Vegetationsperiode ist das Arvengebiet aber anderseits überall durch verhältnismässig hohe sommerliche Temperaturen ausgezeichnet. An der Lena unter 62° n. Br. fällt während des Polarsommers kein Monatsmittel unter + 14,5° C und der wärmste Monat hat + 20,4° C. Die mittlere Julitemperatur von Sils Maria im Oberengadin ist noch 11,2° C und diejenige von Pontresina 10,7° C. Welch mächtiger Wärmereiz nach so intensiver, lang andauernder Kälte! (19.) Die grosse Wärmereizwirkung des alpinen Klimas gelangt übrigens in den obigen mittleren Monatstemperaturen nicht so recht zum Ausdruck, weil die Nächte in diesen Hochtälern auch im Hochsommer recht kühl sind, sodass über Mittag viel höhere Temperaturen erreicht werden. Kerner[5]) kommt zum Ergebnis, dass die Zirbe noch bei der ausserordentlich geringen jährlichen Summe von 875° C zu gedeihen vermag, erst beim Herabsinken dieser jährlichen Wärmesumme auf 810° C findet sie ihre obere Grenze; sie gedeiht selbst noch in Höhen, deren mittlere Jahrestemperatur unter 0° liegt, und kann schon in 2½ Monaten ihren jährlichen Lebenscyklus abschliessen, ja sogar mit einer frostfreien Periode von nur 67 Tagen vermag sie noch auszukommen[6]).

Nach freundlicher Mitteilung der schweizerischen meteorologischen Zentralanstalt betragen die mittleren Sommer-, Juli- und Jahrestemperaturen an der zu 2250 m angenommenen Arvengrenze, für das

---

[1]) Woditschka, A. Die Zirbe und ihre Kultur. Österr. Forst- und Jagdzeitung. 1900. S. 5 d. Sep.-A.

[2]) Baumgartner, G. Das Curfirstengebiet in seinen pflanzengeographischen und wirtschaftl. Verhältnissen. St. Gallen 1901. S. 52.

[3]) Simony, F. Die Zirbe. Jahrb. d. österr. Alpenvereins. 1870. S. 349—359.

[4]) Hann, J. Handbuch d. Klimatologie. Bd. 3 (1897). S. 515 und 218.

[5]) Studien über die oberen Grenzen der Holzpflanzen in den österreichischen Alpen. Österr. Revue. Bd. 2. 1864. S. 196—204. Bd. 3. 1865. S. 188—205.

[6]) Reishauer, H. Höhengrenzen der Vegetation in den Stubaieralpen und in der Adamellogruppe. Ver. f. Erdkunde zu Leipzig. Bd. 6. 1904.

a) Oberengadin:		b) Nikolaital:
mittlere Sommertemperatur	8.7° C	8.5° C
„ Julitemperatur	9.6° C	9.8° C
„ Jahrestemperatur	0.1° C	0.4° C

Diese Daten wurden durch Interpolation aus den Beobachtungen der nächst gelegenen meteorologischen Stationen von St. Moritz und Grächen berechnet.

Dagegen ist das Bedürfnis der Arve nach Feuchtigkeit sehr gross. Bei auf nackten Kalkfelsen angesiedelten Arven hat der Mangel an Feuchtigkeit immer eine starke Verzögerung des Wachstums zur Folge, zudem bleiben die Bäume klein und schmächtig. Simony[1]) verglich zwei Stammstücke von 3 1/2 Zoll Durchmesser, und fand an dem einen, welches auf zerklüftetem Kalkfelsen des Dachsteinplateaus gewachsen war, 118 Jahresringe, an dem andern, welches von einem nach Norden exponierten Glimmerschieferabhang im Preneggtal (westl. von Schladming) stammte, nur 65 Jahresringe. Zum Erreichen der gleichen Stammesstärke hat mithin das auf dem trockenen Kalk gewachsene Exemplar beinahe doppelt (1,84) so viel Zeit gebraucht, als das Exemplar aus dem Glimmerschiefergebiet. F. Seeland[2]) erwähnt einen Arvenstamm aus der Gössnitz in der Nähe des Gross-Glockner bei ca. 1800 m, dessen Scheibe einen kleinsten Durchmesser von 73 cm und einen grössten Durchmesser von 82 cm zeigte; die Zählung ergab 296 Jahresringe, mithin einen mittleren Jahreszuwachs von nur 1.3 mm.

Die Bodenfeuchtigkeit kann aber auch durch die Luftfeuchtigkeit ersetzt werden. Die SW- und N-Gehänge werden aus diesem Grunde von der Arve bevorzugt. Der reichlichere Wasserdampfgehalt der Luft in der Nähe der Gletscher veranlasst die Bäume, bis in unmittelbare Gletschernähe vorzustossen; überhaupt sagen ihr häufige Nebelbildung und reichliche Niederschläge entschieden zu.

Aus den geschilderten klimatischen und edaphischen Anforderungen der Arve ergeben sich ihre Standortsansprüche. In den Alpen ist sie der Charakterbaum der oberen Wald- und Baumgrenze. Wenn sie auch gelegentlich in Felsschutt und Felsspalten oder auf flachgründigen Abhängen auftritt, so bevorzugt sie doch andauernd feucht gehaltenen, tiefmoosigen Humusboden[3]), wie er in dieser Höhenlage fast nur auf Waldboden oder ehemaligem Waldboden anzutreffen ist. Selbst auf Sumpfboden, wie z. B. an versumpften Ufern von Gebirgsseen, gedeiht die Arve noch ganz gut. Solche Vorkommnisse finden sich z. B. am Südufer des St. Moritzer Sees; Lechner[4]) schildert die düstre Wildnis des Lago di Bitabergo im Murettotal, dessen buchtige Ufer von stattlichen Arven umgeben sind. Im Ural und in Sibirien gedeiht der Baum auf Mooren und auf stets durchfeuchtetem Sand am besten[3]). Auch seine Vorliebe für Nord- und Nordwestlagen dürfte mit diesem Feuchtigkeitsbedürfnis in Zusammenhang zu bringen sein. Noch mehr als beim ausgewachsenen Baum ist dies bei jungen Pflanzen der Fall. Zu ihrem Emporkommen ist ein gleichmässig feuchter Lehmboden oder eine zusammenhängende wasserhaltende Moosdecke besonders günstig; daher erklärt sich auch, dass der Nachwuchs im Kalkgebirge oder in flachgründigen Hochlagen besonders gefährdet ist und in derartigen Gebieten die Arve den stärksten Rückgang ihres Verbreitungsareals zu verzeichnen hat. Grössere Arvenkolonien sind in den

[1]) A. a. O.

[2]) Die Zirbelkiefer aus der Gössnitz. Carinthia, Bd. 73. 1883. S. 60 f.

[3]) Kerner a. a. O.

[4]) Das Thal Bergell. 1874.

Kalkalpen auf die feuchten moosigen Mulden und Kare und auf die mit tiefem Lehm überkleideten Terrassen und Plateaus beschränkt.

Gräte, Felsenvorsprünge, Hochplateaus, überhaupt windoffene Lagen werden von der Arve bevorzugt, ganz besonders im Gebiete der oberen Kampfzone des Baumes; in solchen windgepeitschten Lagen gelangt sie im hohen Alter zu besonders charaktervoller Gestaltung. Beachtenswert sind auch noch die engen Beziehungen der Arvenverbeitung zur Gletscherverbreitung, sie sind wohl darauf zurückzuführen, dass beide an Massenerhebungen gebunden sind. Wohl findet in der Nähe von Eis- und Schneeanhäufungen regelmässig eine kleine lokale Depression der oberen Arvengrenze statt, aber kein Baum vermag gleich diesem in nächster

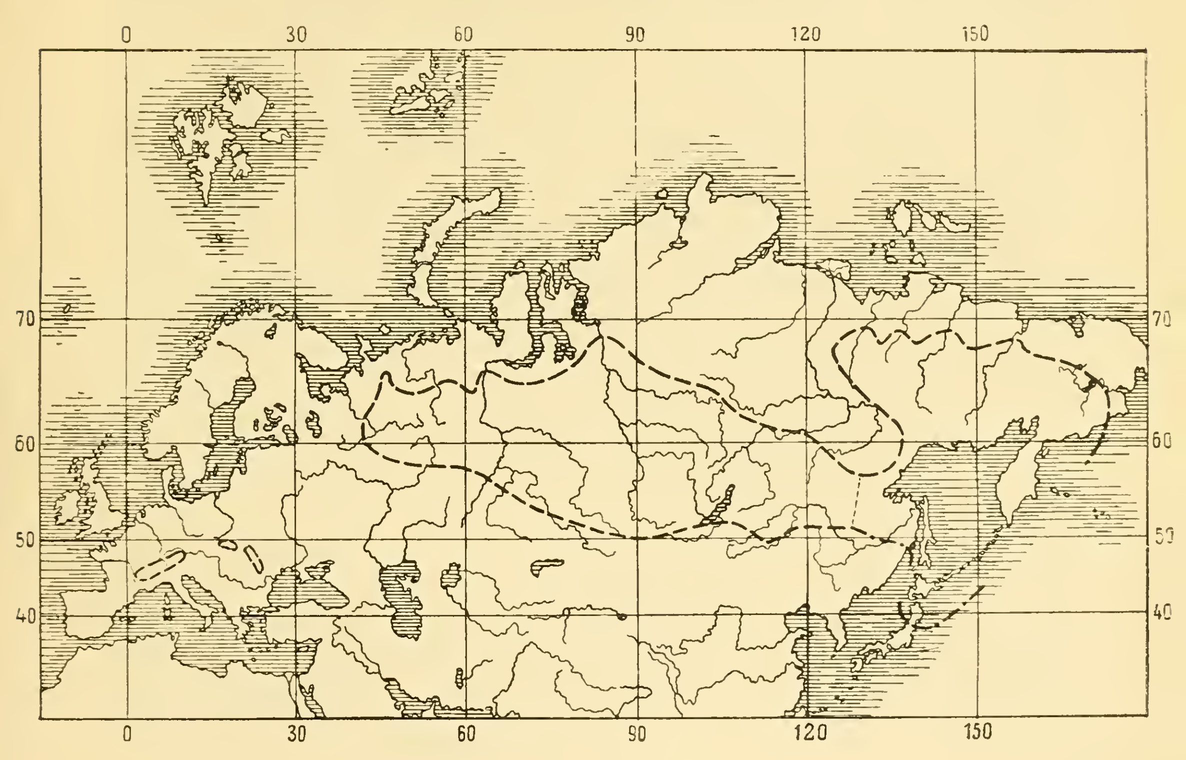


Fig. 125. Verbreitungskarte der Arve.
------ Gesamtgrenze. ·········· Mutmassliche Grenze zwischen der westlichen Baum- und der östlichen Straucharve.

Nähe des ewigen Eises noch so freudig zu grünen, zu gedeihen und die Früchte auszureifen[1]).

Sowohl in den Alpen wie in den Karpathen kommt der Baum nur auf besseren Böden zur vollen Entwicklung, und auch Ebermayer (18) betont, dass die Arve nächst der Weisstanne zu den anspruchsvollsten Coniferen gehört. Sendtner[2]) fand im Boden der Schachenalpe bei Partenkirchen, auf dem sehr schöne Arvenwälder stocken: organische Bestandteile und Wasser 36.44 %, Kieselerde und Silikate 37,37 %, Eisenoxyd und Tonerde 10,94 %, kohlensauren Kalk 11,38 %, kohlensaure Magnesia 1,13 %.

[1]) Kerner a. a. O.

[2]) Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns. 1854. S. 336.

Die Arve besitzt zwei grosse Verbreitungsareale (Fig. 125). 1. Das nordisch-eurasische Gebiet[1]) umfasst das nordöstliche Russland und Sibirien. Unter Berücksichtigung des Areals der Zwerg- oder Legarve verläuft die Südgrenze in den Gebirgen des Altaisystems und die Ostgrenze von Kamtschaka über Sachalin bis ins nördliche Japan. An der polaren Waldgrenze erscheint die Arve jedoch nur als Zwerg- oder Straucharve (*Pinus cembra* L. *v. pumila* Regel) und zwar nur in der tschuktschischen Provinz, östlich vom Werchojansker Meridiangebirge[2]). Die polare Baumgrenze erreicht die wohl eher als eigene Art aufzufassende Straucharve übrigens nur an der unteren Kolyma bei 68° 30′ n. Br. und etwa noch am linken Ufer des Anadyr bei 65° n. Br. In Nordosteuropa erreicht der Baum im Timanhöhenzug seine Westgrenze. Durch die Gouvernements Wologda, Wjätka und Perm ist er bis ins Quellgebiet der Waga (61° n. Br.), des grössten südlichen Nebenflusses der Dwina, verbreitet. Auch im Gebiet der oberen Petschora ist die Arve bei 65° n. Br. noch reichlich vertreten; sie ist hier ein Baum der Tiefebene, ohne jedoch je in Nordeuropa die polare Baumgrenze zu erreichen. Auch im mittleren und nördlichen Ural ist die Arve ein sehr verbreiteter Waldbaum. Den Ob überschreitet ihre Nordgrenze unter dem 66.° n. Br., den Jenissei bei 68° n. Br., die Lena bereits bei 60° n. Br. und den Aldan sogar schon bei 56° n. Br.; in Westsibirien kommt die Zirbe der Baumgrenze mithin im Mündungsgebiet von Ob und Jenissei am nächsten. Durch Mittelsibirien weit verbreitet, ist sie in Südsibirien (Alatau, Altai, Sajan), wie in Europa, nur noch als Gebirgsbaum bekannt. In Westsibirien durchschneidet die südliche Verbreitungsgrenze der Zirbelkiefer im Kreise Turinsk die Tura unter 58° 5′ n. Br.[3]), sodass hier der Arvengürtel eine Breite von 8—10 Breitegraden umfasst. In Ostasien ist nach Guse[4]) die Arve im Amurgebiet südlich vom Jablonoi- und Stanovoigebirge verbreitet und nach Potanin[5]) soll sie sogar noch in der nördlichen Mongolei vorkommen; so wächst sie nach Aussage der Eingeborenen noch an den Nordabhängen des Hang-hoi und des Chan-Chuchi, zweier Bergrücken südlich vom Tess.

2. Das alpin-karpathische Gebiet. Gegenüber dem ausserordentlich ausgedehnten nordischen Verbreitungszentrum der Arve ist das alpin-karpatische Vorkommen eigentlich recht unbedeutend, um so mehr, da es sich um ein ausserordentlich zerrissenes Areal handelt. In den Alpen gehört die Arve hauptsächlich der krystallinischen Zentralzone und den Ostalpen an, doch tritt sie bereits in den nördlichen Seealpen[6]), in der Dauphiné[7]), in den grajischen Alpen

---

[1]) Köppen, Th. v. Geograph. Verbreitung der Nadelhölzer im europäischen Russland und im Kaukasus. Mém. Acad. des sc. St. Pétersbourg. 1885. (Russisch.) — Deutsch 1889, Buchdruckerei d. kaiserl. Akad. d. Wiss. Petersburg.

[2]) Rikli, M. Versuch einer pflanzengeographischen Gliederung der arktischen Wald- und Baumgrenzen. Vierteljahrsschrift der naturforsch. Gesellsch. in Zürich. Bd. 49. 1904. S. 128—142, siehe S. 138.

[3]) Sslowzow, J., nach Botan. Jahresber. Bd. 21, II. 1893, S. 217.

[4]) Guse. Die Wälder des Amurgebietes. Allg. Forst- und Jagdzeitung, Bd. 58, 1882, S. 374.

[5]) Potanin, Reise in die Mongolei. Sitzungsbericht d. k. russischen geogr. Gesellsch. in St. Petersburg vom 17. April 1878; vgl. Petermanns geogr. Mitteilungen. 1878, S. 236.

[6]) Ascherson u. Graebner. Synopsis I, 1896—98, S. 208.

[7]) Perrin, Alb. Distribution générale des plantes en altitude dans les Alpes dauphinoises. Ann. de la soc. des tour. du Dauphiné. 18. 1892/93. S. 299—315.

(Keller[1]) und in der Maurienne[2]) auf. Im Wallis ist sie hauptsächlich auf die südlichen penninischen Täler (H. Jaccard), woselbst sie in den Hochlagen vielfach ausgedehnte Wälder bildet, beschränkt. Dem Tessin fehlt sie fast ganz. Bedeutend geschlossener wird ihr Auftreten in Bünden, nirgends bildet sie in der Schweiz so ausgedehnte Waldungen wie im Engadin. Auf den nördlichen Kalkalpen ist der Baum, obwohl von den Waadtländer- und Freiburgeralpen bis zu den Curfirsten (Baumgartner) und durch die bayerischen Alpen bis ins Salzkammergut (Sendtner) noch ziemlich häufig, doch meist nur sporadisch vertreten. Das stark zerrissene Areal, die meist sehr gelichteten Bestände, der oft spärliche und dürftige Nachwuchs lassen erkennen, dass die Arve in diesen Gebieten einigermassen gefährdet ist. In den Ostalpen folgt die Zirbe dem Zentralzug über die hohen und niederen Tauern bis zum Gamsstein[3]) an der steirischen Grenze in Nieder-Österreich. Es ist dies der nordöstlichste aller Fundorte in den Alpen, denn die Vorkommnisse vom Schneeberg und der Raxalp sind auf angepflanzte Exemplare zurückzuführen. Sehr sporadisch ist das Auftreten in den Südalpen von der Adamellogruppe (nach Reishauer) bis nach Kärnthen (Bleiberg) und Krain (Steineralpen).

In den Karpathen ist die Arve infolge unsinniger Waldverwüstung heute nur noch durch kümmerliche Reste vertreten. Diese Vorkommnisse erstrecken sich jedoch von den Zentralkarpaten (Tatra) bis nach Siebenbürgen und ins Banat (Alp Baiku). Von der hohen Tatra bis zur Waga, dem nächsten Standort des nordischen Areals, d. h. über eine Entfernung von gegen 2000 km, fehlt die Arve ganz. Doch dürfte der Baum nach Drude[4]) einst in der Waldaihöhe vorhanden gewesen sein; viele nordische und alpine Arten haben sich bis heute in diesem Inselgebirge noch zu halten vermocht, sodass demselben eine vermittelnde Rolle zwischen der alpinen und der arktischen Flora zukommt.

Auffallend ist das Zusammentreffen der Hauptareale der alpin-karpatischen Arvenverbreitung mit den Gebieten grösster Massenerhebung (Wallis, Engadin, Ötztalergruppe, Tatra). So zeigt die Arve auch im Alpensystem, wie in ihrem grossen Heimatgebiet, in Nordasien, den Charakter eines Baumes eines ausgesprochen kontinentalen Klimas. Das beinahe vollständige Fehlen der Zirbe im Kanton Tessin ist in diesem ökologischen Verhalten begründet. Die wohl selbst für die Arve zu grosse Feuchtigkeit, die zu geringen klimatischen Gegensätze sagen dem Baum nicht zu. Daran sind wohl nicht nur die südlichere Lage und Exposition, sondern ganz besonders auch die zahlreichen tiefeinschneidenden Talfurchen schuld, welche die Ausbildung eines durch die Massenerhebung bedingten Kontinentalklimas verhindern.

Höhengrenzen:

	Untere Grenze	Obere Grenze	Differenz
Wallis	1500 m (Champex)	2426 m (Ergisalp Tourtmagne)	930 m
Graubünden	1450 m (Canicül, St. Jon b. Schuls)	2400 m (Stilfser Joch und Scarltal)	950 m

[1]) Keller, Vegetationsskizzen aus den grajischen Alpen. 1894. S. 132.

[2]) Chabert, A. Recherches botaniques dans les Alpes de la Maurienne. Bull. de la soc. bot. de France. Bd. 30. 1883. S. 2—19.

[3]) Wettstein, R. v. *Pinus cembra* L. in N.-Österreich. Verh. der zoolog.-bot. Gesellsch. in Wien. Bd. 37. 1887. Sitz.-Ber. S. 52.

[4]) Drude, O. Über die Bedeutung der Waldaihöhe für die Flora von Europa Abhandlungen der naturforsch. Gesellsch. „Jsis“ zu Dresden. Jahrg. 1883, S. 55—58

	Untere Grenze	Obere Grenze	Differenz
Freiburger Alpen	1550 m (Oussonaz)	2100 m (Rocher des Bimmis)	550 m
Berner Oberland	1600 m (Alpiglen)	2180 m (Altels)	580 m
St. Galler Oberland	1600 m	2000 m (Gompergalt ob. Flums)	400 m
Churfirsten	1700 m	1950 m (Krüppel der Nordseite)	250 m
Oberbayern	1531 m	1867 m	335 m
Stubaier Alpen		2300 m Schönkaar (Reishauer)	
Adamellogruppe		2260 m (Reishauer)	
Venediger-Grossglocknergruppe		2086 m (Simony)	
Tatra	1295 m	2268 m (Sagorski)	970 m
Altai	850 m	1700 m	850 m

Die Differenz zwischen dem höchsten und tiefsten Standort schwankt mithin von 250—950 m, dazwischen liegt der Arvengürtel. Aus diesen Daten ergibt sich, dass im Gebiet der zentralen Massenerhebungen merkwürdigerweise nicht nur die höchsten, sondern auch die niedrigsten natürlichen Standorte des Baumes vorkommen; d. h. der Arvengürtel nimmt von den Zentralalpen bis zu den vorgeschobensten Kolonien der Nordalpen um 750 m an Breite ab. Aber auch vom Engadin-Stilfserjoch-Gebiet lässt sich feststellen, dass die mittlere obere Arvengrenze auf je einen Meridian östlicher oder westlicher Länge durchschnittlich um ca. 180 m abnimmt und zwar in den Westalpen etwas langsamer als in den Ostalpen[1]). Die Verschiedenheiten in der oberen Vegetationsgrenze der Arve sind z. T. auf Zu- oder Abnahme der Massenerhebung und der Gebirgsgestaltung, teils auf den Einfluss der geographischen Breite zurückzuführen. Kerner[1]) kommt zum Ergebnis, dass die obere Zirbengrenze sich vom nördlichen Randgebiete der Alpen bis zum Zentralkamm auf je 5′ geographischer Breite im Mittel um 194 Wiener Fuss = 62,3 m hebt. Durch Vergleichung entsprechender benachbarter Stationen unter gleicher Breite gelangt er weiter dazu, den Anteil der Massenerhebung auf die Erhöhung der oberen Arvengrenze auf 47,4 m festzustellen.

Über die Beziehungen der oberen Arvengrenze zur Exposition gibt folgende Tabelle Aufschluss[1]).

Mittlere Breite des Zirbengürtels = 1612 Wiener Fuss = 509,4 m.

Die Breite des Zirbengürtels übersteigt das Mittel um				Die Breite des Zirbengürtels ist geringer als das Mittel um			
SW.	NW.	W.	N.	S.	NO.	O.	SO.
+ 174,2	+ 137,8	+ 58,8	+ 13,9	— 13,9	— 104,6	— 110	— 147,9 m
Maximum							Minimum

Die obere und untere Arvengrenze verlaufen somit nicht parallel, der Zirbengürtel zeigt daher an den verschieden exponierten Bergseiten eine ungleiche vertikale Ausdehnung. An den zwischen N. und SW. liegenden Berglehnen ist der Arvengürtel viel breiter als an den zwischen S. und NO. sich abdachenden Gehängen. Am grössten ist der Unterschied zwischen der südwestlichen und der

[1]) Kerner, a. a. O.

südöstlichen Seite; an der ersteren ist die Breite des Arvengürtels (683,6 m) fast doppelt so gross als an der letzteren (361,5 m). In der Südwestlage erweitert sich der Arvengürtel nach aufwärts hauptsächlich in Folge der günstigen Wärmeverhältnisse, nach abwärts dagegen wird die Erweiterung durch günstigere, der Arve zusagende Feuchtigkeitsverhältnisse veranlasst.

Die Arve bildet in den obersten Lagen des alpinen Baumwuchses zuweilen reine oder nahezu reine Bestände, viel häufiger ist sie jedoch mit der Lärche und aufrechten Bergföhre oder mit der Fichte gemischt, und in tieferen Lagen erscheint gelegentlich auch noch der Bergahorn und die Ulme im Arvenwald. Sehr oft tritt sie jedoch nur in kleinen Gruppen oder sogar nur in einzelnen, weit auseinander liegenden Exemplaren, als Zeugen eines früheren geschlosseneren Verbeitungsareals auf. Vielfach ist sie innerhalb grösserer Gebiete nur noch an der oberen Waldgrenze dem Lärchengürtel beigemengt, ohne selbst Bestände zu bilden.

Im dichten Arvenwald verhindern die abgefallenen, harzreichen Nadeln, welche nur schwer verwesen, das Aufkommen einer Bodenflora[1]), doch gehört ein so dichter Bestandesschluss zu den Seltenheiten. Gewöhnlich ist der Arvenwald, besonders in seinen oberen Lagen mehr oder weniger stark gelichtet und beherbergt dann ein reichhaltiges Unterholz. In diesen Lücken siedeln sich mit Vorliebe Nester von Legföhren, Zwergwacholder, Grünerlen und ganz besonders Alpenrosen (*Rhododendron ferrugineum*) an; von den Laubbäumen steigt nur *Sorbus aucuparia* in niedriger strauchiger Form hoch zwischen den stämmigen Nadelhölzern ins Gebirge (**36**). Die von Christ (**19**) aufgeführte Unterflora des Arven- und Lärchenwaldes ist früher (S. 157 f.) erwähnt. Zwischen St. Moritz und Pontresina beobachtete ich (24. Juli 1904) folgende Flora des Arvenwaldes. Östlich gegen den Statzer See, wo die Arve mit Lärche, Fichte und Bergföhre vergesellschaftet ist, bildet ein *Sphagneto-Vaccinietum* mit *Salix arbuscula* und sehr viel *Vaccinium uliginosum* die Bodendecke; im Wald gegen Pontresina sind Arven und Lärchen mit Ausnahme ihrer Wipfel mit den langen schwarzen und grauen Strängen von *Bryopogon jubatum* und *Usnea barbata* dicht behangen, den Boden bedecken Miniaturgärtchen der *Linnaea borealis*, zwischen den Blöcken drängt sich *Rhododendron ferrugineum* hervor, hin und wieder *Sorbus aucuparia*, *Alnus viridis*, *Betula pubescens*. Sie bilden mit vereinzelten Exemplaren von *Populus tremula*, *Lonicera caerulea*, *Cotoneaster vulgaris*, *Rosa alpina*, *Juniperus communis* das Unterholz, zwischen welchem Kleinsträucher oft weithin vorherrschen: die *Vaccinium*-Arten, *Arctostaphylos uva ursi*, *Empetrum nigrum* sind besonders reichlich vertreten. Für die eigentliche Begleitflora bleibt wenig Raum übrig: es sind einerseits Humuszeiger, wie *Arnica montana*, *Melampyrum silvaticum*, das Hungergras *Deschampsia flexuosa*, *Calamagrostis Halleriana* in meist sterilen, gelblichgrünen Blattbüscheln, auch *Imperatoria ostruthium*, andererseits Alpenpflanzen wie *Campanula barbata*, *Silene rupestris*, *Anemone sulfurea*, *Trifolium alpinum*, letztere sind jedoch weniger bezeichnend. Zu den charakteristischen Begleitern der Unterflora des Arvenwaldes gehören nach Sendtner (a. a. O.) auch einige Moose, welche oft den Boden mit einem dichten Polster überziehen, vornehmlich *Racomitrium canescens*, *Dicranum elongatum*, *D. Starkii*, *Fissidens osmundoides*; in besonders feuchten Lagen stockt die Arve gelegentlich auf Felsblöcken, die mit dichten *Sphagnum*-Decken überzogen sind.

Im gesamten Verbreitungsgebiet der Arve lässt sich ein starker Rückgang dieses Baumes und infolge davon eine stetige Verkleinerung und Zerstückelung seines Areals nachweisen. Andererseits waren die Arvenaufforstungen der letzten 40 Jahre vom besten Erfolg begleitet und der Abgang bei Anflanzungen in Hoch-

[1]) Buser, a. a. O.

lagen ist meist kleiner als bei Lärche und Fichte (Coaz a. a. O.). Die Tatsachen, aus denen sich eine früher allgemeinere Verbreitung der Arve ergibt, sind folgende:

1. Das fossile und subfossile Vorkommen in interglazialen und postglazialen Ablagerungen in Gebieten, wo der Baum heute nicht mehr vorhanden ist. Sordelli[1]) erwähnt Arvenreste aus dem Moränenamphitheater von Jvrea am Ausgang des Aostatales in die Poebene; nach Fliche[2]) findet sich Arvenholz auch in den Torfmooren in der Umgebung dieser Stadt; Arvenholz ist in den glazialen Tonen bei Lavorgo, bei Giornico (Kant. Tessin) enthalten[1]). Staub[3]) hat in den Schieferkohlen von Freck am Fuss der Fogara in den transsilvanischen Alpen Blätter von *Pinus cembra* nachgewiesen; mit der Arve waren hier vergesellschaftet *Betula nana, Pinus pumilio, Salix myrtilloides, Dryas octopetala.*

2. Strünke von Arven finden sich sehr häufig im heutigen Verbreitungsareal des Baumes noch 100 bis 200 m über der jetzigen oberen Grenze.

3. Arvenholz wird öfter in Torfmooren ausserhalb des jetzigen Verbreitungsgebietes der Arve gefunden. Am Grunde des Torfmoores von Juf im Avers (2160 m) sind wiederholt Holz- und Zweigstücke von *P. cembra* zum Vorschein gekommen[4]); in einem Torflager bei Gurgl im Oetztal wurden schöne Arvenstämme ausgegraben, obwohl dort seit Menschengedenken kein Arvenwald stand[5]).

4. Vorkommen von Namen von Alpen, Berggipfeln, Flüssen u. s. w., die von der Arve abgeleitet sind, in Gebieten, wo der Baum heute kaum mehr vorkommt oder sogar ganz fehlt. Nähere Angaben über diese interessante Frage finden sich bei Brandstetter[6]), Jaccard[7]), Kerner (a. a. O.).

5. Auch mündliche Überlieferungen, geschichtliche Nachrichten und Sagen bezeugen eine früher grössere Verbreitung des Baumes. Die Bewohner vieler Alpengegenden haben für diese Tatsache ein offenes Auge, und darauf bezügliche Beobachtungen werden von Generation zu Generation gewissenhaft überliefert [8]).

Da die Arve bereits in vorhistorischer Zeit an Areal eingebüsst hat, so ist dieser Rückgang wenigstens zum Teil auf natürliche, d. h. wohl klimatische Faktoren zurückzuführen; für das starke Zurückweichen in den letzten Jahrhunderten haben ganz besonders folgende Ursachen wesentlich beigetragen:

1. Waldbrände. Im Bergell wurde durch einen grossen Waldbrand am Anfang des 19. Jahrhunderts die Arve auf der Nordseite des Tales fast ganz ausgerottet (Geiger). Über die fast gänzliche Zerstörung der Zirbenwaldungen in Valle d'Avio in der Adamellogruppe durch Feuer berichtet Reishauer (a. a. O.).

2. Vernichtung der Arvenwälder durch Raubbau. Die übermässige wirtschaftliche Inanspruchnahme der Arvenwaldung ist jedoch auf verschiedene Ursachen zurückzuführen.

a) Auf den gesteigerten Holzbedarf in der Nähe von Bergbaudistrikten — so z. B. am Eingang ins Val Bregalga im oberen Avers (Eblin a. a. O.). Noch

---

[1]) Sordelli, F. Flora fossilis insubrica. 1896. S. 262.

[2]) Fliche, Etudes paléontologiques sur les tufs quaternaires de Resson. Bull. soc. géol. de France. 3. sér. t. 12. 1883. p. 6—31.

[3]) Pax, F. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen. 1898. S. 240.

[4]) Neuweiler, E. Beiträge zur Kenntnis schweizerischer Torfmoore. Dissert. Zürich. 1901. S. 48 und 51.

[5]) Kerner a. a. O.

[6]) Brandstetter, T. Die Namen der Bäume und Sträucher in Ortsnamen der deutschen Schweiz. Luzern 1902. S. 54.

[7]) Jaccard, H. Bull. Murithienne. Fasc. 32, 1903. p. 109—172.

[8]) Vergl. Eblin, B. Über die Waldreste des Averser Obertales. Ber. d. Schweiz. Bot. Gesellsch. 1895. S. 64 ff.

im 18. Jahrhundert sollen in den Salinen von Hallein jährlich 240000 Klafter und in jenen vom Salzkammergut 160000 Klafter Zirbenholz verbrannt worden sein (Kerner a. a. O.). Aus Abbildungen des Schneeberger Bergwerks im ehemaligen Berggerichtshause zu Sterzing und aus einem Votivbild der Knappen dieses Bergwerkes in der Kirche von Moos im Passeier aus dem Jahre 1682 ergibt sich, dass in dieser Gegend, wo jetzt kein einziger hochstämmiger Baum mehr seine Krone erhebt, ausgedehnte Nadelwälder vorhanden waren. Nach Kerner (a. a. O.) bestanden dieselben vorherrschend aus Zirben.

b) Verwendung des Holzes zur Holzschnitzerei und feinen Möbelindustrie. Der altberühmte Schnitzereibezirk des Grödentales in Südtirol muss jährlich bedeutende Mengen Arvenholz einführen, da die spärlichen Überreste der Arvenwaldungen dieses Tales den Bedarf schon lange nicht mehr decken (Woditschka a. a. O.). In den nördlichen Karpatengegenden gibt es Dörfer, wo das Getäfer der Zimmer und viele alte Einrichtungsstücke der Wohnungen aus Zirbenholz bestehen, während weit und breit kaum noch ein einziger Baum zu finden ist. (Simony a. a. O.).

c) Die Vermehrung der Weide auf Kosten der Waldwirtschaft. Ohne Zweifel hat in vielen Gegenden die sinnlose Ausrottung der Hochgebirgswälder durch die Hirten wesentlichen Anteil am Rückgang der Arve. Zur Zeit Wahlenbergs war die Zirbe in den Karpaten weit verbreitet; 1788 berichtet Hacquet noch von den grossen Zirbenwäldern der Rodnaër-Alpen, während jetzt der Baum im Gebiet recht selten geworden ist (Pax a. a. O.).

3. Der ungeregelte Weidgang in den Hochgebirgswaldungen; durch diesen wird der Nachwuchs sehr stark gefährdet; besonders ist der Weidgang des Kleinviehes verderblich. Seitdem der Capetta- und Letziwald im Avers für den Weidgang geschlossen wurde, hat sich auch wieder ein reichlicher Nachwuchs der Arve eingestellt (Eblin a. a. O.).

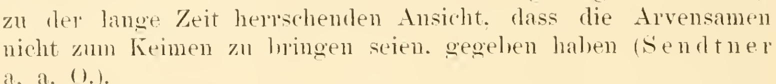
4. Zahlreiche tierische und pflanzliche Feinde [1]). Eichhörnchen, Mäuse (besonders die Haselmaus, *Myoxus avellanarius*) und der Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*) stellen den Samen nach. Der Alpenhase (*Lepus variabilis*) schält die Rinde und verursacht so das Absterben junger Bäumchen. Der Auerhahn geht den Knospen, den jungen Trieben und den Keimlingen nach. Viel gefährlicher ist die Arvenmotte (*Ocnerostoma copiosella*), welche die Arvennadeln von der Spitze nach der Basis aushöhlt; dann die beiden Arvenborkenkäfer *Tomicus cembrae* und *T. bistridentatus*, letztere Art schadet unter allen Insekten der Arve am meisten, denn die Rammelkammer greift tief in den Splint ein und bedingt eine Gelbfärbung und Absterben der Kronen. Eine grosse Pflanzenlaus (*Lachnus pinicolus*) saugt die Zweige an und bringt den darüber liegenden Trieb zum Absterben. *Chermes pini* bildet zwischen den Nadelbüscheln Wachsflocken und die Larven der Arvenblattwespe (*Lophyrus elongatulus*) befressen die Nadeln. Auch der graue Lärchenwickler (*Steganoptycha pinicolana*) geht gelegentlich auf die Arve über, indem er die Nadelbüschel zu einer Düte zusammenspinnt; die absterbenden Nadeln nehmen eine fuchsrote Färbung an.

Durch all diese zerstörenden Einflüsse ist die Arve in um so grösserem Masse gefährdet, als der beständige Verlust in Folge des meist spärlichen Nachwuchses und des ausserordentlich langsamen Wachstums des Baumes erst nach Generationen wieder einigermassen ersetzt werden kann. Christ sagt treffend (19), dass wohl „das wehmütige Interesse einer hinschwindenden Naturform" die Arve für uns besonders anziehend macht. Die fast absolute Formbeständigkeit, die Verzögerung aller Lebensprozesse geben dem Baum einen ausgesprochenen Reliktencharakter.

---

[1]) Vgl. Keller, C. Forstzoologischer Exkursionsführer. Leipzig u. Wien. 1897.

Die Keimfähigkeit der Arvensamen beträgt bei frischer Ware (nach Schnittprobe) durchschnittlich 74%: Zeit der Ernte und Art der Aufbewahrung beeinflussen sie in hohem Masse; im allgemeinen soll die Keimfähigkeit sich 2—3 Jahre erhalten. In Sibirien keimen gut ausgereifte Samen bei 20° C schon in 6—7 Tagen: wenn man Samen sibirischer Herkunft in einem guten Keller überwintert, so keimen sie im Frühjahr nach Verlauf von 3—4 Wochen nach der Aussaat; im trockenen Zimmer aufbewahrte Samen ergaben im ersten Frühjahr nur ca. 15% Keimlinge [1]. Nach Woditschka (a. a. O.) erfolgt bei der Aussaat in Saatbeeten von Mai bis Juli die Keimung eines kleinen Teiles der Samen, die sog. Früh- oder Vorkeimung: dann keimen keine Samen mehr, und erst im zweiten Frühjahr tritt innerhalb 14 Tagen die Hauptkeimung ein. Rassl [2]) hebt hervor, dass die Keimlinge der Vorkeimung bei weitem nicht dieselbe Dauerhaftigkeit, wie die der Hauptkeimung zeigen. Sehr beeinträchtigt wird die Keimfähigkeit durch das Trocknen der Samen oder das Aufbewahren im geheizten Zimmer während des Winters. Diese verkehrte Behandlung mag Veranlassung



zu der lange Zeit herrschenden Ansicht, dass die Arvensamen nicht zum Keimen zu bringen seien, gegeben haben (Sendtner a. a. O.).



Fig. 126.
Pinus cembra.
Keimung.
2 : 1.
(Orig. Rikli.)

Die Keimung zeigt einen ähnlichen Verlauf wie bei der Kiefer. Die Wurzel durchbricht die Samenschale an deren zugespitztem Ende, die wachsenden Kotyledonen sprengen sie alsdann (Fig. 126), meist auf ihrer flacheren Seite, doch bleibt dieselbe noch längere Zeit wie ein Hütchen sitzen (Fig. 127, 1). Die sich stark streckende und rasch wachsende, dünne Wurzel übertrifft bald den Spross an Länge, doch bleibt sie im ersten Jahre einfach. Die sich in faserig-schleimigen Streifen ablösenden Epidermisschichten dienen als Befestigungsmittel. Wenn die Samenschale abgeworfen worden ist, so werden die Spitzen der inzwischen stark gewachsenen Kotyledonen noch von einer zweiten bräunlichen pergamentartigen Kappe (Fig. 127, 2) bedeckt, es sind die Reste des nun beinahe entleerten Endosperms und des vertrockneten Knospenkerns. Wie bei den meisten Coniferen so ergrünen auch die Keimlinge der Arve bei Ausschluss von Licht (6).

Die frei gewordenen Kotyledonen sind in einem Wirtel angeordnet und umgeben kranzartig die kleine, zentrale Endknospe der kräftig entwickelten, bereits ein ziemlich dickes Stämmchen besitzenden Keimpflanze. Die derben, dreikantig zugespitzten, sichelförmig aufwärts gekrümmten Keimnadeln sind nach unseren Messungen 2.4—2.9 cm lang (Fig 127, 3); v. Tubeuf (79) und Hempel u. Wilhelm (30) erwähnen, dass sie sogar über 3 cm lang werden können. An den Kanten tragen sie 1—2 zellige, nach der Spitze gerichtete Sägehaare (Fig. 130, 2) (79). Im Querschnitt (Fig. 128) besitzen sie den Umriss schmaler gleichschenkeliger Dreiecke, deren schmale Aussenseite keine Spaltöffnungen führt; im ersten Keimstadium ist dieselbe dem Endosperm angelagert. Spaltöffnungen tragen dagegen die beiden Breitseiten. Unter jeder Kante verläuft ein subepidermaler Harzkanal; auf der Rücken-(Unter-)seite, haben wir gelegentlich auch zwei, einen grösseren unteren und einen kleineren oberen Harzgang beobachtet. Die sehr zartwandigen Sekretzellen der Harzgänge sind von einer etwas derbwandigeren, stärker lichtbrechenden Scheidenschicht umgeben. Während

[1]) Tursky, M., nach Botan. Jahresbericht. Bd. 10, Abt. 1. 1882. S. 33.
[2]) Badoux, a. a. O. S. 185.

die peripherischen Zellen des Grundgewebes von rundlichem oder polyedrischem Umriss sind, erscheinen die mittleren dagegen mehr oder weniger verlängert und gegen das einzige, grosse zentrale Gefässbündel gerichtet. Das Transfusionsgewebe des von einer grosszelligen Parenchymscheide umgebenen zentralen Gefässbündels ist unterbrochen. Die Kotyledonen fallen erst nach 2—2 ½ Jahren ab. Während dieser Zeit wechseln sie wiederholt ihre Funktion: zuerst als Saugapparate die



Fig. 127. *Pinus cembra.* Keimlinge und junge, bis 3jährige Pflanzen.
1. Keimling mit auf den Kotyledonen sitzender Samenschale. 2. Keimling mit in der Entfaltung begriffenen Kotyledonen, auf deren Spitze die Reste des Endosperms und des Nucellus sitzen. 3. Keimpflanze mit entfalteten Kotyledonen. 4. Zweijährige Pflanze mit Kotyledonen, Primärblättern und Kurztrieben. 5. Dreijährige Pflanze. — 3 : 4. (Orig.-Phot. von Rikli.)

Entleerung des Endosperms vermittelnd, dienen sie später als Speicher und endlich hauptsächlich als Assimilationsorgane.

Nach den Kotyledonen erscheinen noch im gleichen Jahre die ebenfalls einzelstehenden, zugespitzten, 8—12 mm langen P r i m ä r b l ä t t e r, welche immer auf den ersten Trieb der Hauptachse beschränkt sind (29a), sie stehen zu 14 bis 22

Fig. 128. *Pinus cembra.* Querschnitt durch den Kotyledon. 70 : 1. (Orig. Rikli.)
Epidermis einfach, ohne Hypoderm; Assimilationsgewebe gegen das zentrale Gefässbündel radial angeordnet, Zellen etwas gestreckt, aber ohne Armpalissaden.

Fig. 130. *Pinus cembra.* Haarartige Bildungen.
1. Köpfchenhaar vom Primärblatt, 75 : 1; 2. Sägehaar vom Keimblatt, 75 : 1; 3. Haarbildungen an Blüten und Zapfen, 75 : 1; 4. Haar vom einjährigen Trieb, 75 : 1; 5. Primärblatt von innen, an 2 Kanten bezahnt, 3 : 1; 6. Primärblatt von oben, an den 3 Kanten bezahnt, 3 : 1. (1—5. nach v. Tubeuf, 6. Orig. Rikli.)

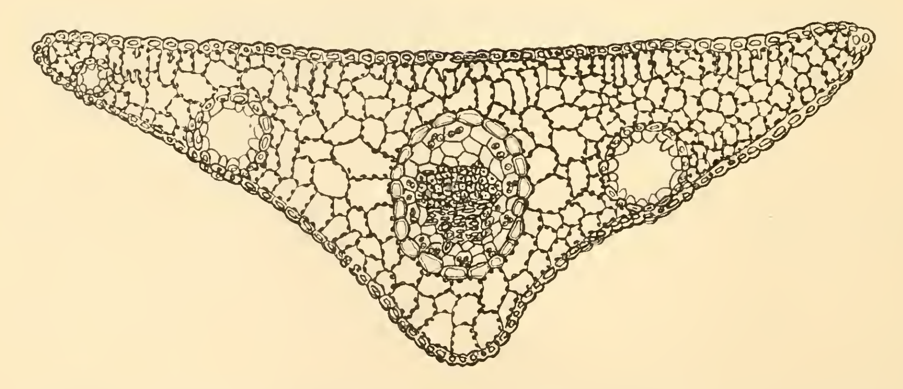


Fig. 129. *Pinus cembra.* Querschnitt durch ein Primärblatt, 70 : 1. (Orig. Rikli.)
Höhere Differenzierung zeigt sich in dem ersten Auftreten vereinzelter Armpalissaden, Spaltöffnungen auf allen drei Seiten.

in zwei bis drei dicht gedrängten Quirlen. Durch ihren äusseren und inneren Bau sind sie leicht von den Keimnadeln zu unterscheiden. Flach zweikantig mit gewölbter Aussenfläche tragen sie, wie die Kotyledonen, an den Kanten schon mit der Lupe erkennbare feine Sägezähne (Fig. 130, 1, 5, 6); ausserdem aber noch mehrzellige Köpfchenhaare, deren Basalzelle sehr dickwandig, Stiel- und Köpfchenzelle dünnwandig sind (79). Anatomisch (Fig. 129) sind sie ausgezeichnet durch das Vorhandensein von meist nur zwei, im oberen Drittel der Unterseite vorhandenen subepidermalen Harzgängen; zuweilen findet sich noch in der Nähe der einen oder anderen Kante ein dritter, bedeutend kleinerer Harzgang. Spaltöffnungen sind auf allen drei Seiten vorhanden. Unter der oberen Epidermis sind die meist gestreckten Zellen etwas chlorophyllhaltiger und einzelne als Armpallisaden ausgebildet. Erst im zweiten Jahre erscheinen die benadelten Kurztriebe (Fig. 127, 4, 5), Die Primärblätter bleiben aber auch nach dem Auftreten der Laubblätter noch längere Zeit mit der jungen Pflanze in Verbindung. Die jungen Arven lassen sich leicht verpflanzen (Landolt a. a. O.).

Nach vielen, besonders älteren Autoren (z. B. 19, S. 229), soll die Arve sich nur selten verjüngen. Wir können dieser Ansicht nicht zustimmen, im Gegenteil, wo die günstigen Keimungsbedingungen vorhanden und für genügenden Schutz vor dem Weidevieh gesorgt ist, da haben wir wiederholt einen sehr reichlichen und frohwüchsigen Nachwuchs vorgefunden; so z. B. auf der rechten Talseite des Flatzbaches zwischen Pontresina und dem Morteratschgletscher. Da hier ausgewachsene Arven im Tale verhältnismässig selten sind, so erhält man den Eindruck, dass der Baum an dieser Stelle sogar im Begriffe steht, ein bereits stark gefährdetes Gebiet wieder zurück zu erobern. Auch in den oberen Lagen des Capettawaldes im Avers ist der Nachwuchs recht erfreulich. Dasselbe berichtet Geiger vom Bergell[1]), Schröter vom Scarl[2]) und Baumgartner (a. a. O.) von den Curfirsten. Im „Plattert“ der Reitalm (Südbayern) sah Sendtner (a. a. O.) auf einer Fläche von 4—9 Quadratzoll einem einzigen Zapfen 10—20 Stück drei- bis vierjähriger Bäumchen entsprossen. Dieser natürliche Nachwuchs ist jedoch in vielen Gegenden nur etwa 10—40 Jahre alt, ein Mittelwuchs von Bäumen mit 50 bis ca. 120 Jahren scheint vielerorts fast ganz zu fehlen. Diese zuerst sehr befremdende Tatsache ist jedoch nur die Folge wirtschaftlicher Verhältnisse, welche mit der früher allgemein verbreiteten, jetzt in manchen Gebirgstälern aufgehobenen Waldweide in engstem Zusammenhang steht.

In leichtem Boden oder bei anhaltender Trockenheit, geht das Keimpflänzchen leicht zu Grunde (Woditschka a. a. O.), zu seiner gedeihlichen Entwicklung bedarf es frischer, humoser Erde. Unter Alpenrosen und Legföhren oder in dem von den *Vaccinien* des Unterholzes gebildeten Heidetorf sprosst der Jungwuchs besonders freudig empor (Geiger a. a. O.). Er findet hier nicht nur die ihm am besten zusagenden Bodenverhältnisse, sondern auch Schutz vor dem Wind, vor Frost und Vieh; in den höheren windoffenen Lagen flüchtet sich der Arvensämling mit Vorliebe in den Schutz von *Juniperus nana*[3]). Der Nachwuchs ist in besonders hohem Grade schattenliebend; wo die Bestände stark gelichtet sind, sterben junge Pflanzen leicht ab. Bei ganz günstigen Bodenverhältnissen (mergeliger Kalk von einem dichten Moospolster bedeckt) sah Sendtner (a. a. O.) auf der Schönbichlalpe im steinernen Meer das Absterben junger Bäumchen vom Gipfel

---

[1]) Geiger, E. Das Bergell, Forstbot. Monogr. Jahresbericht d. naturf. Gesellschaft Graubünden. Bd. 45. 1901. S. 25.

[2]) Schröter, C. Handschriftliche Notizen (Manuskript) über Exkursionen ins Scarltal.

[3]) Schröter, C. Das Pflanzenleben d. Alpen. 1904. S. 91 und 94.

her. Das spärliche Aufkommen junger Arven in der oberen Grenzzone des Baumes dürfte wenigstens zum Teil auf diesen Faktor zurückzuführen sein.

Die jungen Keimpflanzen wachsen sehr langsam. Die einjährigen Sämlinge sind nur 2—4 cm hoch[1]), der Zuwachs der nächsten Jahre ist sogar oft noch schwächer[2]). An sehr kräftigen, einjährigen Arven aus der Pflanzschule von J. J. Roner in Zernetz fanden wir vom Wurzelansatz bis zur Knospenspitze immerhin als Maximum 6 cm. Flury[1]) entnehmen wir folgende Zuwachsverhältnisse für die ersten 10 Jahre bei:

Alter:	grossen	mittelgrossen	kleinen Pflanzen
1. Jahr	4 cm	3 cm	2 cm
2. „	5 „	4 „	3 „
3. „	6 „	5 „	4 „
4. „	7 „	6 „	5 „
5. „	8 „	7 „	6 „
6. „	11 „	8 „	7 „
7. „	13 „	9 „	8 „
8. „	18 „	11 „	9 „
9. „	28 „	16 „	10 „
10. „	44 „	29 „	15 „

In Pflanzschulen werden günstigere Zuwachsverhältnisse beobachtet. Nach Fürst[3]) erreichen

4jährige Sämlinge eine Höhe von 15—25 cm.
5 „ „ „ „ „ 20—40 „
6 „ „ „ „ „ 30—50 „

Mit dem Erscheinen der Kurztriebe beginnt die lange fadenförmige Wurzel der Keimpflanze eine grössere Anzahl von Seitenwurzeln zu bilden. Zur Entwicklung einer Pfahlwurzel kommt es jedoch nicht, denn die ursprüngliche Hauptwurzel bleibt bald mehr und mehr hinter den sich kräftig entwickelnden Seitenwurzeln zurück (30), um schon zwischen dem 15. und 20. Altersjahre vollständig zu verkümmern[2]). Trotzdem ist die Bewurzelung aber eine durchaus sturmfeste, denn die zahlreichen, weit ausladenden, bis armsdicken, oft auch noch in Felsspalten sich verankernden Seitenwurzeln geben dem Baum eine sehr grosse Standhaftigkeit und Widerstandsfähigkeit gegen die stärksten Stürme. In dieser Hinsicht übertrifft die Arve jedes andere hochstämmige Nadelholz (Kerner a. a. O.). Bei sehr alten Exemplaren verlaufen die vom Stamm abgehenden Wurzeln nicht selten über dem Boden, ein Verhalten, das die Eigenart dieser ehrwürdigen Baumgestalten noch wesentlich erhöht (30). Göbel hat diese Wurzelbildung sehr treffend als Klammerorgane angesprochen[4]). Das Wurzelsystem zeigt übrigens an den jüngeren Verzweigungen eine ähnliche Gliederung wie der Aufbau der Krone in Trieb- oder Lang- und in Saug- oder Kurzwurzeln. Die Langwurzeln verzweigen sich nur wenig, an ihnen entstehen zahlreiche Wurzelhaare, so dass ihre Enden oft ein filzartiges Aussehen annehmen (Fig. 131, 1.) Die Wurzelhaare der Arve zeichnen sich durch ihre Länge aus (19); dieselbe beträgt oft 0.5 mm. Eigentümlicherweise sind aber diese Rhizoiden nicht Epidermalgebilde,

[1]) Flury, Ph., in Mitteilungen der schweiz. Centralanstalt für forstl. Versuchswesen Bd. 4, 1895. S. 198.

[2]) Mathieu, A. Flore forestière. Ed. IV par G. Fliche. 1897. S. 624.

[3]) Fürst, in Forstwirtschaftl. Centralblatt. Bd. 21, 1899, S. 333—336.

[4]) Tubeuf, C., v. und Steinbeis, F., in Naturwissenschaftl. Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft. Bd. 2. 1904. S. 110.

sie entstehen aus Rindenzellen der zweiten oder dritten Lage und müssen die äusseren Rindenschichten, welche sich dann in Fetzen ablösen, durchbrechen (79). Wurzelhaare können zwar zu jeder Jahreszeit beobachtet werden, am meisten sind sie jedoch im Herbst und Winter entwickelt. Die Kurzwurzeln treten auf in Form von racemösen (Fig. 131, 4) und von wiederholt gabelig verzweigten Würzelchen, welche dicht gehäuft zu rundlichen oder ovalen, an Miniaturhexenbesen erinnernden Büschelchen vereinigt sind (Fig. 131, 1—3). Diese nur einige Millimeter langen Knäuelchen stehen seitlich in unregelmässiger Anordnung gegen das untere Ende der Langwurzeln und besitzen keine Wurzelhaare (79), es sind Mykorrhizen, deren Entdeckung wir C. v. Tubeuf verdanken. Ein Querschnitt durch eine solche Pilzwurzel (Fig. 131, 5, 6) lehrt, dass dieselbe sowohl an ihrer Oberfläche als auch in ihrem Innern und zwar hier zwischen und in den Zellen von Hyphen umgeben, durchzogen und erfüllt ist. Die Mykorrhiza ist also ekto- und endotroph. Mit der Ausbildung der Wurzelhaare, ekto- und endotropher Mykorrhiza tritt innerhalb der Wurzelfunktion eine Arbeitsteilung ein. Die endotrophe Mykorrhiza vermittelt mit grösster Wahrscheinlichkeit die Stickstoff-

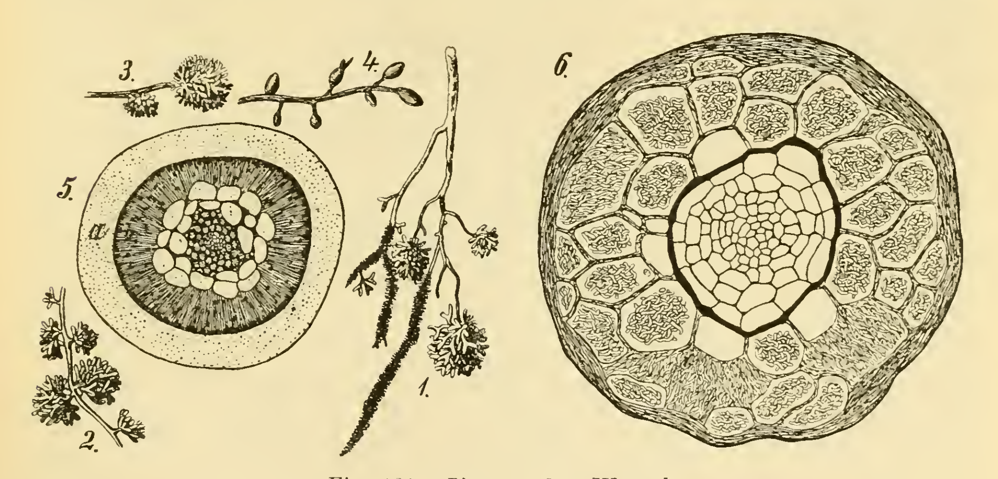


Fig. 131. *Pinus cembra*, Wurzeln.

1. Langwurzel mit Wurzelhaaren und seitlichen, zu Mykorrhizen ausgebildeten Kurzwurzeln, 5 : 3. — 2., 3. dichotomische Mykorrhizen, 5 : 3. — 4. ektotrophe racemöse Mykorrhizen, 5 : 3. — 5. Querschnitt durch eine dichot. Mykorrhiza. a äussere Pilzschicht, b Rindenschicht mit intracellularen Hyphen, 70 : 1. — 6. Durchschnitt durch eine Wurzel mit ektotrophen und endotrophen Mykorrhizen. 200 : 1. (Nach v. Tubeuf.)

assimilation [1]); den Wurzelhaaren fällt, wie immer, die Aufnahme der anorganischen Nährsalze zu; streitig ist jedoch, wie überhaupt, so auch für die Arve immer noch die Frage nach der Bedeutung der ektotrophen Mykorrhiza.

Über die Beziehungen von Wurzel- und Sprosswachstum auf der Versuchsstation Adlisberg bei Zürich geben folgende, Engler (19) entnommene Beobachtungen Aufschluss. Das Wurzelwachstum begann im Frühjahr 1.—15. April, die Knospen streckten sich 1.—22. April, die jungen Nadeln erschienen Mitte Mai; das Nachlassen des Wurzelwachstums im Sommer fiel im Jahre 1899 auf den 22. Juli, 1900 auf den 30. August, die Vollendung des Höhenwachstums auf den 2.—22. Juni. Danach beginnt das Wachstum von Wurzel und Spross früh und beinahe gleichzeitig; dagegen vollendet die Arve ihr jährliches Höhenwachstum sehr lange bevor die Wachstumspause der Wurzeln eintritt.

[1]) P. Jaccard. Journal forestier suisse, févr. 1904.

Der Sprossbau der Arve zeigt bei ungestörter Entwicklung in den ersten Jahrzehnten einen sehr regelmässigen Aufbau: eine schlanke, stark verlängerte Hauptachse mit tief herabgehender, sehr regelmässiger Beastung. Da die Äste gegen den Gipfel sich gleichmässig verjüngen, so besitzt die jugendliche Krone eine schöne regelmässige Kegelform (Fig. 132). Nach der Regelmässigkeit der Verzweigung übertrifft die junge Arve sogar Tanne und Fichte und ist dann aus einiger Entfernung von jugendlichen Föhren und Bergkiefern kaum zu unterscheiden. In der Altersphysiognomie dagegen übertrifft die Arve wohl alle anderen Nadelhölzer Mitteleuropas an Individualität und stark ausgeprägter Charakter-



Fig. 132. *Pinus cembra.*
Angepflanztes Arvenwäldchen vom Gottschalkenberg Kant. Zug. (Nach Fankhauser.)

gestaltung, ohne jedoch, wenigstens bei uns in den Alpen, spezifische Grenzformen wie andere Baumarten zu bilden.

In tieferen, windgeschützten Lagen bleibt die Jugendform am längsten erhalten; sie ist dann sogar am mehrhundertjährigen Baum noch erkennbar. Die gleichmässig abgewölbte Krone, die reichliche, ununterbrochene, dichtnadelige, weit herabreichende, an den Enden aufwärts gekrümmte Beastung charakterisieren den alten, freistehenden Solitärbaum[2]). Im dichteren Bestande, wie

[2]) Abbildg. siehe Lit. 30, S. 176, Fig. 103.

z. B. zwischen St. Moritz und Pontresina, nimmt der Baum mit zunehmendem Alter mehr Walzenform an, denn da das Nadelwerk starke Beschattung nicht scheut, so werden die unteren Äste nicht abgestossen. In höheren windoffenen, den Unbilden der Witterung ausgesetzten Lagen wird dagegen mit dem Alter die Krone immer unregelmässiger, bald stehen vor uns ehrwürdige Veteranen, „Wetterzirben" von denen uns jede eine ganze Geschichte voll von Drangsal und Not zu erzählen weiss. Haben Blitz, Wind, Wetter und Schneebruch, Tier und Mensch auch schon manche Wunde geschlagen, sie sind längst vernarbt und immer noch steht die Arve aufrecht, selbst in den höchsten Lagen des Holzwuchses in stattlicher Schönheit und kaum zu brechender Kraft erwachsend. Während die Fichte und selbst die Lärche zu verkümmern beginnt, schreitet sie stolz und in ungebeugter Kraftgestalt bis an die Grenzen ihrer Gemarkung[1]). Noch die letzten Vorposten recken mächtige Gipfel empor. An Lebenskraft und Reproduktionsfähigkeit kann sich mit der Zirbe keine andere Conifere messen. Wenn endlich das Leben des Baumes ganz erloschen ist, dann vermag der tote Stamm oft noch Jahrzehnte lang Sturm und Wetter zu trotzen; die fast unverwitterbaren gebleichten weissen Äste ragen gleich Totengebeinen aus dem sie umgebenden grünen Grabe von Alpenrosen und Alpenerlen empor (Eblin a. a. O.).

Versuchen wir einige dieser Folge- und Altersformen der Arve noch etwas näher kennen zu lernen:

1. Die Kandelaberarve. Die meisten unteren Zweige sind mehr oder weniger stark senkrecht aufgerichtet oder es löst sich der Hauptstamm vollständig in einzelne stärkere Äste auf, sodass die Kronenform dieser Bäume mehr und mehr laubholzähnlich wird. Die Kandelaberarve ist die Normalform hohen Alters.

2. Die Wipfelbrucharve[2]). Der primäre Hauptgipfel wird öfters durch Schneedruck oder Sturm gebrochen, als Ersatz treten dann Sekundärgipfel auf; an einem Baum sind nicht selten 3—8 oder sogar noch mehr Nebengipfel vorhanden. Die physiognomische Mannigfaltigkeit kann durch wiederholten Bruch von Sekundärgipfeln und Ersatz derselben durch Wipfel dritter und vierter Ordnung gesteigert werden. Wipfelbrucharven sind bei exponierten Bäumen eine ganz allgemein verbreitete Erscheinung. (Vergl. 30, Mathieu, Woditschka).

3. Blitzarven. An der Baumgrenze zeigen fast alle alleinstehenden Wetterarven den Einfluss wiederholten Blitzschlages. An den vom Blitz getroffenen Bäumen stirbt der obere Teil des Hauptgipfels ab. Ohne Nadelwerk, mit gespensterhaft ausgestreckten, entrindeten und gebleichten Ästen bleibt der tote Wipfel oft noch lange Zeit stehen, unter ihm grünt die Arve weiter und schreitet auch wieder zur Bildung von Ersatzgipfeln. Solche Blitzbäume bilden C. v. Tubeuf und F. Steinbeis (a. a. O.) vom Peischelkopf bei St. Anton (2400 m) ab.

4. Windarven. Die dem vorherrschenden Winde zugekehrte Seite der Krone zeigt eine viel kürzere, aber reichlichere, oft geradezu struppige Verzweigung, eine Folge des wiederholten Absterbens der Triebe und Ersatz derselben durch sehr zahlreiche Erneuerungstriebe. Die Beastung der dem Wind abgekehrten Seite der Krone ist dagegen stark verlängert. Durch diese Ausbildung der Krone, mit der einseitig stärkere Belastung verbunden ist, nimmt der Stamm nicht selten noch eine mehr oder weniger schiefe Lage an. Solche windgepeitschten Arven sind besonders schön als Einzelbäume auf vorspringenden Felsen oder auf Gräten zu sehen. Nicht ganz so typisch ist die Windarve, wenn der Baum am Rande eines Waldkomplexes steht. Wieder anders wird das Bild,

[1]) Schröter, C. a. a. O. S. 23.
[2]) Woditschka, a. a. O. S. 8; Mathieu (1897) S. 623; Lit. 30, 224.

wenn der Baum im unteren Teil windgeschützt und daher von normaler Ausbildung, nur in seiner Gipfelregion zur Windfahne geworden ist. Übrigens darf nicht jede einseitig ausgebildete Arve als Windform gedeutet werden; v. Tubeuf und Steinbeis erwähnen Fälle, wo diese Kronenform auf einseitige Belichtung zurückzuführen ist.

5. Die Wurfarve. An Seeufern oder in Sümpfen findet die Arve mit zunehmendem Wachstum oft nicht den genügenden Halt, der Stamm neigt sich und kann sich sogar ganz dem Boden anlegen; so entsteht auch wieder eine ganz einseitig ausgebildete Krone. Das Zustandekommen dieser Kipplage der Bäume wird fast stets auch noch durch den Wind unterstützt und beschleunigt.

6. Die Verbissarve[1]). Durch das Verbeissen der Ziegen leidet die Arve sehr stark, denn der Ersatz verbissener Zweige ist im Gegensatz zur Fichte sehr spärlich; auffallend ist dagegen die bedeutende Dicke, welche Stämmchen und Hauptäste annehmen. Bei einer stark verbissenen jungen Pflanze geht jede Regelmässigkeit der Form vollständig verloren, das Stämmchen wird krumm und verkrüppelt, erhält sich aber doch ziemlich lange. Ein Bestreben, die Hauptachse durch Ausbreiten der unteren Äste zu schützen, wie dies Fichte und gemeine Kiefer tun, ist bei der Arve nicht zu beobachten.

Fankhauser verdanken wir auch einige Angaben über Verkümmerung von Arven infolge von Ziegenfrass; man vergleiche damit die normalen Zuwachsverhältnisse der Tabelle auf Seite 263. Sämtliche der Messung unterworfene Exemplare stammen aus der Gegend von Samaden im Oberengadin.

Alter	Stärke beim Wurzelknoten in cm	Höhe in cm	Grösster Durchmesser der Beastung in cm
25 Jahre	2,8	31	45
27 „	3,3	53	50
28 „	3,5	53	43
30 „	3,1	27	26
34 „	2,2	20	18
38 „	3,8	36	30
38 „	4,5	48	65
43 „	6,1	58	90
44 „	4,9	50	75
46 „	5,5	48	65

7. Die Legarve. In Nordostasien tritt die Arve als ein kriechendes mit unserer Legföhre vergleichbares Gehölz auf. Roder[2]) sagt von ihr: „Ihre Stämme erreichen höchstens 8 m Länge, wobei aber die Krone derselben nur 3 m senkrecht über das Erdreich ragt, indem der Baum gleich bei seinem Hervortritt aus der Erde sich buschartig teilt und die nur wenige Zoll dicken Stämme in Schlangenwindungen an dem Boden hinkriechen". Die Straucharve ist hauptsächlich eine Bewohnerin der Kämme und Rücken der Gebirge; ihre Verästelungen schmiegen sich dicht den Gehängen an, die Äste benachbarter Bäume verflechten sich mit einander, so bildet sich ein unentwirrbares Gestrüpp, welches das Durchqueren solcher Bestände in kaum glaublicher Weise erschwert. Das Bild erinnert in allen Einzelheiten an unsere alpinen Legföhrenbestände. Legföhrenartige Arven scheinen immerhin auch in den Alpen vorzukommen, wenigstens sind mir von Förstern öfters Angaben über solche gemacht worden; leider liegen aber weder Abbildungen, noch nähere Beschreibungen solcher alpiner Straucharven vor. In Anbetracht des immer vereinzelt angegebenen Auftretens

[1]) Fankhauser, F., s. S. 90, Anmerk. 4.

[2]) Roder, K., Die polare Waldgrenze. Dissert. Dresden 1895. S. 44.

bin ich geneigt anzunehmen, dass es sich nur um Verbissarven handeln dürfte; jedoch bedarf die Frage noch der weiteren Abklärung.

Mit diesen sieben Typen ist übrigens die Mannigfaltigkeit der Physiognomik der Arve noch lange nicht erschöpft. Beinahe häufiger als die Typen, finden sich in der Natur Kombinationsformen, in denen Merkmale von zwei, drei oder sogar noch mehr Typen erkennbar sind. Der mehrhundertjährige Baum kann in den einzelnen Perioden seines Lebens wiederholt verschiedenen formbestimmenden Einflüssen unterworfen worden sein, die, sofern sie nur lange genug andauerten, nicht spurlos an ihm vorübergegangen sein werden.

Die Kürze der jährlichen Langtriebe der Arve bedingt eine sehr dichte Benadelung. Die spiralig angeordneten Kurztriebe sind nur im ersten Jahr von Nadelscheiden umgeben, welche aus glänzenden, am Grunde grünlichen, sonst lebhaft gelbbraunen und von einem farblosen Randsaume umgebenen Schuppen bestehen. Zuerst dicht, dachziegelartig zusammenschliessend, rücken die Schuppen-

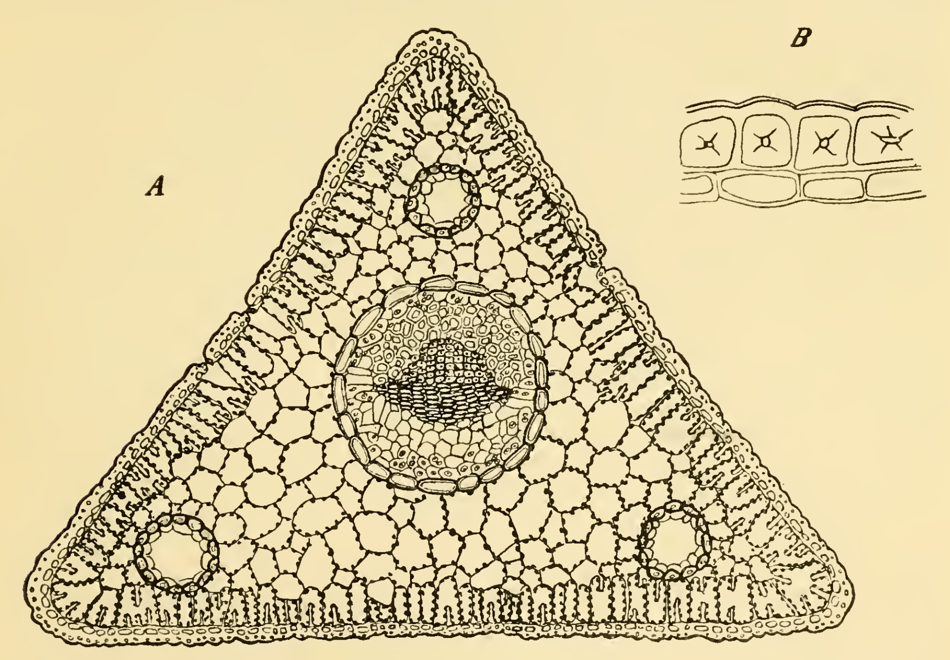


Fig. 133. *Pinus cembra.*

A. Querschnitt durch eine Nadel, 70 : 1. B. Querschnitt durch Epidermis und Hypoderma einer Nadel, 350 : 1. Gegenüber den Kotyledonen (Fig. 128) und Primärblättern (Fig. 129) weitere anatomische Differenzierung: Ausbildung eines Hypoderms, Spaltöffnungen nur auf den beiden Innenseiten in rillenförmigen Vertiefungen, Assimilationsgewebe mit peripherischer ununterbrochener Armpalissadenschicht. (Orig. Rikli.)

blättchen später auseinander, so erhält die Nadelscheide eine lose, flatterige Beschaffenheit, um dann meist schon nach Jahresfrist abzufallen. Die älteren Nadelbüschel sitzen alsdann, im Gegensatz zu denjenigen der zweinadeligen Kiefern, nackt auf den kleinen, quergefurchten Kurztrieben (30). Die 5—9 cm langen und 1.5 mm breiten, steiflichen, zugespitzten Nadeln stehen meist zu fünf an den Kurztrieben; nur ausnahmsweise werden auch Nadelbüschel mit nur vier oder drei Nadeln beobachtet[1]. Nach Geiger (a. a. O.) soll am Maloja dieser Fall, besonders an jungen Arven, öfters auftreten; doch sind von den fehlenden Nadeln fast stets noch Rudimente vorhanden. Da die dreikantigen Nadeln in der ur-

[1]) Penzig, Pflanzenteratologie, II, S. 494.

sprünglich geschlossenen Scheide zu einem Zylinder vereinigt sind, so beträgt der innere Nadelwinkel 72°. Im Querschnitt (Fig. 133) zeigen die Nadeln mehr oder weniger die Form eines gleichseitigen Dreiecks, dessen Kanten unter der Lupe fein gezähnelt sind. Ihre zwei inneren, ebenen Seitenflächen sind durch bläulichweisse Wachsstreifen ausgezeichnet, in ihnen liegen die Spaltöffnungen: die meist etwas gewölbte, nach aussen gerichtete Rückenseite ist dagegen dunkelgrün und gewöhnlich spaltöffnungslos. Im Parenchym des Blattgewebes verläuft unter jeder Kante ein Harzkanal, der eine etwas dickwandigere und stärker lichtbrechende Scheide und sehr zartwandige sezernierende Zellen unterscheiden lässt. Die Epidermiszellen sind bis auf ein im Querschnitt punktförmig erscheinendes Lumen verdickt und besitzen eine dicke Cuticula und mächtige Cuticularschichten. Das Hypoderm ist verhältnismässig dünnwandig und dürfte unter Übersehen der wirklichen Epidermis bisweilen als Epidermis gedeutet worden sein; daher die vielfach einander widersprechenden Angaben in der Literatur. Epidermis und Hypoderma verhalten sich demnach bei der Arve gerade umgekehrt, wie bei der Fichte (vgl. Fig. 54, S. 132). Das Assimilationsgewebe lässt zwei Schichten unterscheiden: subepidermale Armpalissadenzellen und ein inneres parenchymatisches Grundgewebe, welches von einem einzigen, grossen zentralen Gefässbündel durchzogen wird, dessen Transfusionsgewebe ununterbrochen ist.

In Bezug auf das von den Nadeln erreichte Alter weichen die verschiedenen Autoren stark von einander ab. Als Minimum wird 3, als Maximum dagegen 6 Jahre angegeben. Die Lebensdauer der Nadeln scheint in hohem Masse vom Ernährungszustand der Pflanze abhängig zu sein, zudem ist darauf hinzuweisen, dass durch parasitäre Pilze oft ein frühzeitiges Vergilben derselben hervorgerufen wird. Endlich bleibt auch noch die Möglichkeit offen, dass die fünf- und sechsjährige Ausdauer der Nadeln, wie sie von Hempel und Wilhelm, und Mathieu angegeben wird, vielleicht auf das Vorhandensein persistenterer Arvenrassen hindeuten, wie solche von anderen Kieferarten schon längstens bekannt sind. Nach Büsgen (17) bleiben die Nadelbüschel nur 3 1/2 Jahre stehen, zu demselben Ergebnis kommt auch May (45), welcher noch besonders hervorhebt, dass sich von 4jährigen Nadeln nur so geringe Reste vorfinden, dass ein 4 1/2 jähriges Vegetieren der Blätter jedenfalls zu den Ausnahmen gehört.

Über Wasser- und Aschegehalt der Nadeln von *Pinus cembra* hat Ebermayer (18) eingehende Untersuchungen gemacht. Dabei ergab sich für frische, einjährige Nadeln ein mittlerer Wassergehalt von 68,18 %, für zweijährige ein solcher von 60,73 %; in der Trockensubstanz einjähriger Nadeln waren im Mittel 2,58 % Reinasche, darunter 0,44 % Phosphorsäure enthalten, zweijährige Nadeln enthielten in ihrer Trockensubstanz 2,99 % Reinasche, darin 0,32 % Phosphorsäure.

Die Arve wächst ausserordentlich langsam. Als dicht benadelter Busch steht sie noch lange da, wenn gleichaltrige Fichten bereits zu ansehnlichen Bäumen herangewachsen sind[1]). Nach Willkomm (224) braucht sie in freier Gebirgslage gegen 70 Jahre, um nur mannshoch zu werden. Auch Sendtner (a. a. O.) erwähnt ein kaum mannshohes Bäumchen vom Schachen von 69 Jahren. Unter günstigeren Verhältnissen vermag nach Zschokke der Baum allerdings schon zwischen 40 und 50 Jahren Mannshöhe zu erreichen. Im Gebiet der alpinen Baumgrenze dauert die jährliche Wachstumsperiode allerdings nur 2 1/2 bis höchstens 3 Monate, selbst wenn aber die Arve, unter bedeutend günstigeren klimatischen Verhältnissen, in tieferen Lagen oder auf den deutschen Mittelgebirgen kultiviert wird, so steigert sich, im Gegensatz zur Lärche, ihre Wachstumsgeschwindigkeit nur sehr wenig[2]).

---

[1]) Drude, Deutschlands Pflanzengeographie. Bd. I (1896), S. 269.

[2]) Mathieu a. a. O., S. 625.

Im Anschluss zur Keimungsgeschichte haben wir bereits auf S. 256 das Längenwachstum bis zum Abschluss des zehnten Jahres kennen gelernt. Dieses erste Jugendwachstum ist ganz besonders langsam. Die Astquirlbildung beginnt gewöhnlich erst mit dem fünften Jahr und erst bei etwa 50 jährigen Bäumen steigert sich allmählig die Wachstumsgeschwindigkeit, um nach Kasthofer erst zwischen dem 150. und 200. Jahre die besten Zuwachsverhältnisse zu liefern (28 a). Je nach den lokalen Bedingungen ist das Längenwachstum um das 200. bis 240. Jahr meist ziemlich abgeschlossen. Der Baum hat dann die Höhe von 18—22 Meter erreicht, kann aber dann noch Jahrhunderte lang in die Dicke wachsen. Trotz der verhältnismässig bescheidenen Dimensionen des Baumes ist, dank der Grösse und grossen Zahl der Äste, die produzierte Holzmasse viel bedeutender als die Betrachtung von Länge, Dicke und Höhe des Stammes erwarten lässt[1]). Noch mehr als das Längenwachstum verzögert sich das stärkste Dickenwachstum. Bis zum 100. Jahre erreichen die Stammscheiben kaum 20 cm^2)[2]; von jetzt an steigert sich das Dickenwachstum. Die breitesten Jahresringe finden sich sogar erst zwischen dem 150. und 250. Altersjahr (Sendtner a. a. O.).

Nachdem das Längenwachstum schon längst abgeschlossen ist und auch das Dickenwachstum des Stammes seine maximale Wachstumsenergie bereits überschritten hat, tritt endlich die Zeit grössten Massenzuwachses ein. Es sind Fälle bekannt[3]), wo dies erst bei 400 jährigen Bäumen stattfand. Aus diesen Angaben muss entnommen werden, dass unter günstigen Verhältnissen der Baum erst um das 400. Jahr in der Vollkraft seiner Entwicklung steht; um diese Zeit zeigt auch das Astwerk ein besonders üppiges Aussehen. Von der Eibe abgesehen, steht die Arve in Bezug auf die Wachstumsintensität unter unseren einheimischen Nadelhölzern in letzter Linie, ihr folgen dann Weisstanne und Bergföhre[4]). Vergl. Fig. 134.

Über die mittlere Höhe der Arve von 20 zu 20 Jahren, auf den für Nutzungszwecke namentlich in Betracht kommenden günstigen Standorten, gibt folgende Hempel u. Wilhelm (30) und Zötl[5]) entnommene Tabelle Aufschluss.

Alter	Höhe in m a) nach Hempel u. Wilhelm	b) nach Zötl
10 Jahre	0,5	—
20 „	1,2	1,36
40 „	4	2,84
60 „	7	4,43
80 „	9—10	8,06
100 „	12	12,56
120 „	14—15	16,64
140 „	17	16,75
160 „	18	18,07
180 „	19	19,28
200 „	20	20,55

Im Verlauf des Wachstums treten zuweilen bedeutende und länger anhaltende Depressionen ein. Wie Schlaginweit[6]) hervorhebt, hängt diese Er-

[1]) Schlagintweit H. u. A. Untersuchungen über die physikalische Geographie der Alpen. Leipzig 1850. S. 579.

[2]) Gregori, Zuwachsverhältnisse in den Hochgebirgswaldungen. Schweiz. Zeitschrift f. Forstw., 1887, S. 104.

[3]) Schweiz. Zeitschrift für Forstwesen, 1887, S. 226.

[4]) Flury, a. a. O., S. 189.

[5]) Woditschka, a. a. O.

[6]) a. a. O. S. 580.

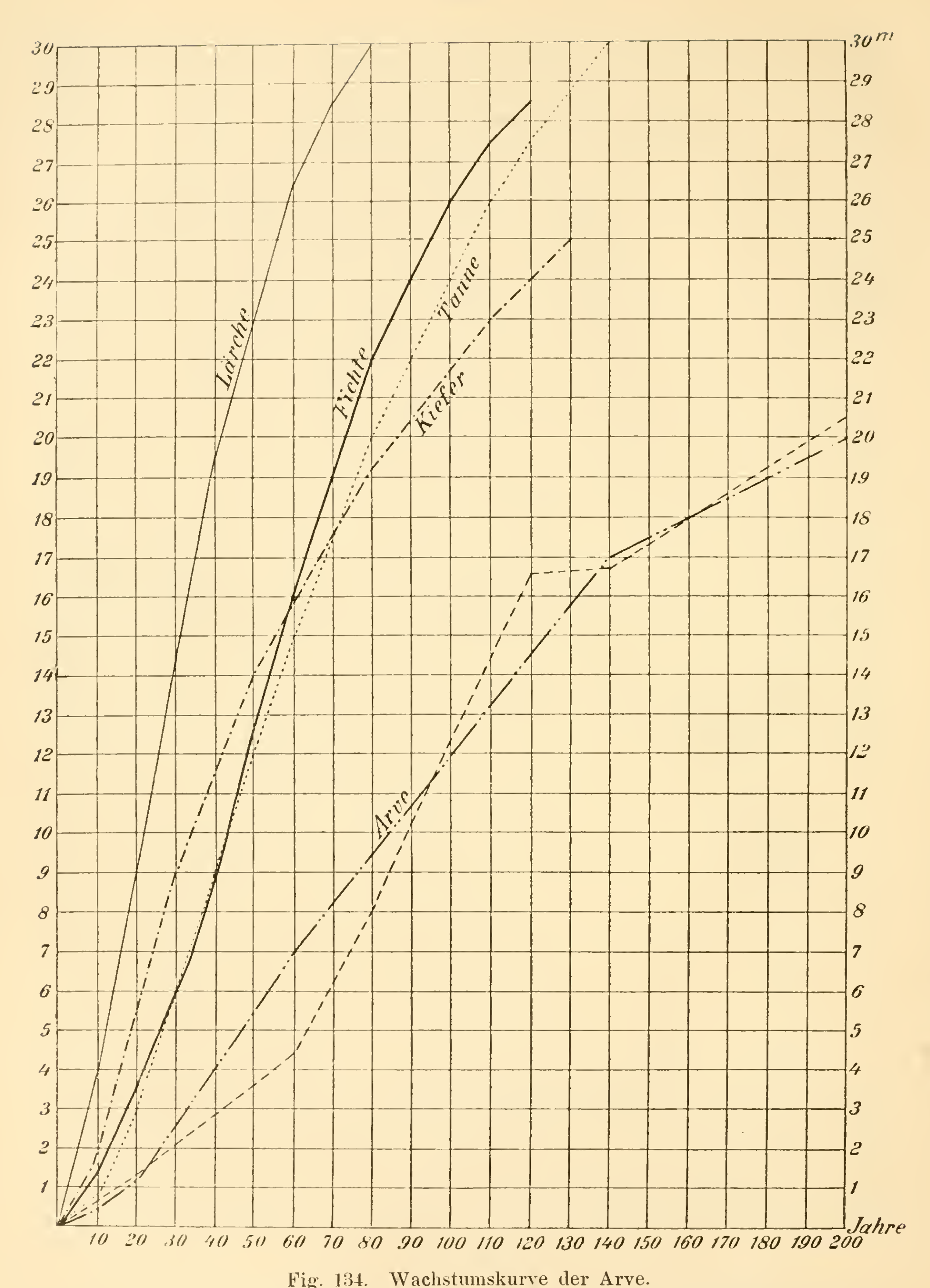


Fig. 134. Wachstumskurve der Arve.
——·· ——·· nach Hempel und Wilhelm, – – – – nach Zötl, im Vergleich zu Tanne (s. S. 92), Fichte (s. S. 136), Lärche (s. S. 167) und Kiefer (s. S. 193). (Orig. Rikli.)

scheinung wohl mit der verschiedenen Güte der Bodenschichten zusammen, auf welche die sehr langen Wurzeln bei ihrer Ausbreitung treffen.

Über die mittlere Höhe gleichaltriger Lärchen, Fichten und Arven in Hochgebirgswaldungen in der Nähe der Baumgrenze hat Gregori[1]) im vorderen Teil des Val Chamuera (Oberengadin) Erhebungen gemacht. Er kam zu folgenden Resultaten.

Alter	Lärche	Fichte	Arve
10 Jahre	0,2 m	0,2 m	—
15 „	0,3 „	0,25 „	0,2 m
30 „	2,5 „	0,8—1,3 „	0,4—0,5 „
50 „	6,7 „	4,6 „	1,8—2,5 „
70 „	10—12 „	7—9 „	6—8 „

Über die Beziehungen zwischen Bodenbeschaffenheit und Wachstum hat Badoux[2]) sehr wichtige Kulturversuche ausgeführt. Bei 6jährigen Pflanzen konstatiert dieser Autor unter 12 verschiedenen Holzarten auf dem Adlisberg bei Zürich (660 m), dass die Arve auf den verschiedensten Bodenarten immer das langsamste Wachstum zeigt; in zweiter Linie folgt dann stets die Edeltanne, welche sogar auf einzelnen Bodenarten genau dieselben Zuwachsverhältnisse ergab wie die Arve. Im einzelnen ergab sich folgendes Verhältnis zwischen dem Wachstum der Tanne und der Arve:

Bodenart	Durchschnittshöhe der Tannen	Arven
Sand	9 cm	9 cm
Kreidekalk	18 „	8 „
Verrucano	14 „	9 „
Flysch	11 „	8 „
Gneiss	19 „	10 „
Bündnerschiefer	12 „	12 „
Jurakalk	15 „	9 „
Ton	18 „	11 „

Über den Gang des Dickenwachstums geben die folgenden, den Untersuchungen von Gregori[3]) entnommenen Zahlen einigen Aufschluss. Es wurden an der Baumgrenze im Oberengadin die Stammdurchmesser (in Brusthöhe) zahlreicher entrindeter Lärchen, Fichten und Arven gemessen:

	50	70	110	150	170	190	210 Jahre alt
Lärche	12	16	26	31	32	36	48 cm dick
Fichte	10	15	22	27	30	32	34 „ „
Arve	—	12	19	29	31	34	38 „ „

Die harzreichen kugeligen Knospen der Arve stehen meistens einzeln an den Enden der Zweige (224), sie sind in ein feines Spitzchen ausgezogen und von zahlreichen braunen glänzenden Schuppen bedeckt, welche dieselbe Anordnung zeigen wie bei den zweinadeligen Kiefern. An den Schuppen beobachtet man einen weisshäutigen Randsaum und an ihrem proximalen grünen Teil farblose Härchen (30). Die Langtriebe des Baumes sind im ersten Sommer

[1]) a. a. O. S. 104.

[2]) Mitteilungen der schweiz. Centralanstalt für das forstl. Versuchswesen. Bd. 4, 1895, S. 187.

[3]) a. a. O., S. 104.

durch eine kurze, sammtartige, rostgelbe, filzige Behaarung (Fig. 130, 4), welche unter unseren einheimischen Koniferen nur bei der Arve auftritt, sehr gut charakterisiert; sie werden aber später kahl. Nach dem Abfallen der Kurztriebe erscheinen die Zweige oberflächlich grau und von höckeriger Beschaffenheit, welche nur duch die allmählich schwindenden Kissen der Knospenschuppen verursacht wird. Nach deren Verschwinden und nachdem auch die Narben der Kurztriebe verwittert sind, zeigt die harzreiche Rinde zuerst eine helle, silbergraue oder rötlichgraue Färbung und eine glatte glänzende Oberfläche, in welcher die braunen Lentizellen als kurze, schmale Querstreifen sichtbar sind. Da das Harz, ähnlich wie bei der Edeltanne, in Harzbeulen, die allerdings zahlreicher und kleiner sind, auftritt, so nimmt die Rinde später ein mehr warziges Aussehen an[1]). Mit zunehmendem Alter entsteht endlich eine Schuppenborke, indem die Rinde von vielen Längsrissen und horizontal verlaufenden ringförmigen Einschnitten durchzogen, stark aufgerissen wird, sodass sie ein sehr eigentümliches Aussehen erhält. Selbst an alten Stämmen erreicht (30) jedoch die Borke nie eine grössere Dicke. Teile der früheren glatten Rindenhaut, jetzt von zahlreichen Querrissen durchzogen, bleiben noch längere Zeit an der Schuppenborke haften.

Das Holz der Arve ist durch seine bedeutende Zähigkeit, Geschmeidigkeit und Dauerhaftigkeit ausgezeichnet. Letztere Eigenschaft wird besonders durch den grossen Harzgehalt bedingt; nicht nur durchziehen zahlreiche Harzkanäle den Stamm, sondern das Harz durchdringt auch in feinst zerteiltem Zustand alle Teile des Holzes[2]), welches dadurch einen angenehmen, balsamischen Geruch erhält. Das Terpentin ist sehr wasserhaltig, daher klar, hell und dünnflüssig, sodass das getrocknete Holz nur noch Spuren von Harz enthält[3]), ein Verhalten, das öfters selbst bei sonst zuverlässigen Autoren, Veranlassung zu der irrigen Angabe „vom harzlosen Arvenholz“ gegeben hat (224). Vielfach wird behauptet, dass das Holz dem Wurmfrass gar nicht unterworfen sei, dem gegenüber erwähnt Sendtner (a. a. O.), dass er im Splint von Arvenholz doch gelegentlich auch Insektenfrass beobachtet habe.

Die Jahresringe verlaufen sehr dicht gedrängt, neben denen des Krummholzes sind sie die engsten unserer einheimischen Holzarten (17). Eine Stammscheibe vom Wetterstein, die nach Pitzner[4]) einen Durchmesser von 71,95 cm hatte, besass 349 Jahresringe; es ergab sich eine durchschnittliche Breite der ersten 100 Jahresringe von 55,57 mm, der zweiten 100 Jahresringe von 114,41 mm, der dritten 100 Jahresringe von 104,60 mm. Als Beispiel für die mittlere Ringbreite innerhalb Perioden von je 10 Jahren seien hier einige der von Schlagintweit[5]) gegebenen Zahlen angeführt, von denen sich die unter A auf einen Baum aus dem obersten Isartal, in der Höhe von 1838 m auf Kalkboden, 22 m unterhalb der obersten Baumgrenze gewachsen, B auf einen solchen aus dem Niederthal aus 1920 m Höhe beziehen.

Alter	Durchschn. Dicke eines Jahresringes in mm A	B
1—10 Jahre	2,1	0,7
10—20 „	2,7	1,1
20—30 „	2,1	1,6
30—40 „	1,3	1,8

[1]) Matthieu, a. a. O., S. 623—24.
[2]) Simony, a. a. O.
[3]) Kerner, a. a. O. 1864, S. 196. Simony, a. a. O. S. 257.
[4]) Siehe Sendtner, a. a. O.
[5]) a. a O. S. 578.

Alter		Durchschn. Dicke eines Jahresringes in mm A	B
40—50	Jahre	1,2	1,6
50—60	„	1,3	1,5
60—70	„	0,5	0,4
70—80	„	0,4	0,4
80—90	„	0,4	1,5
90—100	„	0,4	1,7
100—110	„	0,3	1,7
110—120	„	1,6	2,0
120—130	„	1,4	1,4
130—140	„	0,9	1,2
140—150	„	0,5	1,1
150—160	„	0,4	0,9
160—170	„		1,1
170—180	„		1,8
180—190	„		1,2
190—200	„		0,9

Die Ausbildung der Jahresringe ist natürlich auch von der Höhenlage des Standortes abhängig. Über die allmähliche Reduktion der mittleren Jahresringbreite der Arve mit zunehmender Meereshöhe enthält eine soeben erschienene Arbeit von M. Rosenthal[1]) folgende Angaben.

	Standort	Meereshöhe m	Alter Jahre	Mittlere Breite der Jahresringe in mm
Ast	Dahlem bei Berlin		8	0,725
Stamm	Innsbruck, Schiefer auf Waldboden	900	39	0,503
„	„ „ „ „	1900	ca. 72	0,500
Ast	„ Karrer-Pass	2200	29	0,336
„	Oberste Arve im Scarltal	2260	ca. 75	0,290

Die Jahresringe der obersten Arve im Scarl sind mithin nur etwa ein Drittel so breit, als diejenigen des in Dahlem bei Berlin kultivierten Baumes.

Wegen der geringen und meist gleichmässigen Breite der Jahresringe und da zudem das Herbstholz nicht sehr scharf von dem nur wenig helleren Frühjahrsholz unterschieden ist, besitzt das Holz eine ausserordentlich gleichmässige Beschaffenheit (30), welche es als Nutzholz für die Schnitzerei und die feinere Möbelschreinerei, besonders aber auch als Rohmaterial für schöne Getäfer sehr wertvoll macht. Es gilt dies in erster Linie für das feste Holz der Arven in den Alpen. Auf den moorigen Böden Sibiriens ist dasselbe dagegen von mehr schwammiger Beschaffenheit[2]).

Frisch geschlagenes Arvenholz ist weiss und nur schwach geadert. Der gelbliche Splint ist schmaler als bei unseren anderen Kiefern; das anfangs sehr hellgefärbte gelblich-rötliche Kernholz dunkelt am Licht und an der Luft nach, so dass es später eine schöne braunrote Färbung annimmt (**224**). Eingewachsene Äste zeigen in der Regel einen dunkleren Ton und treten so aus ihrer helleren Umgebung sehr auffällig und wirksam hervor.

[1]) Über die Ausbildung der Jahresringe an der Grenze des Baumwuchses in den Alpen. Dissert. Berlin 1904, S. 10.

[2]) Sendtner, a. a. O.

Eine weitere Eigentümlichkeit des Arvenholzes ist seine grosse Leichtigkeit; es ist dies einerseits auf den sehr grossen Wassergehalt, anderseits auf die geringe mechanische Verdickung der Holzelemente und auf das Fehlen spezifisch schwerer Stoffe zurückzuführen. Nach Gayer (25) hat das Zirbenholz ein Lufttrockengewicht von 0,4—0,45, ein mittleres Trockengewicht = 0,44, ein absolutes Trockengewicht = 0,41: Woditschka (a. a. O.) gibt folgende Zahlen für das Holzgewicht pro Festmeter: grün 750 kg, halbgrün 677 kg, dürr 453 kg. Nach den Untersuchungen von R. Hartig (25) scheinen jedoch sogar diese Angaben noch zu hoch gegriffen zu sein. Nach diesem Autor ist das Trockengewicht des Arvenholzes, aus einem in Brusthöhe entnommenen Stammstück, nicht über 37% des Gewichtes des grünen Holzes; im ganzen Baum dürfte dieser Betrag sogar unter 35% liegen. Daraus ergibt sich, dass das Arvenholz das leichteste Holz aller deutschen Coniferen ist.

Die beiden folgenden, Hartig entnommenen Tabellen geben über das spezifische Trockengewicht, über Jahrringbreite in verschiedenen Altersstadien und über den jährlichen Flächenzuwachs Aufschluss.

110jährige Zirbenkiefer von 12 m Höhe, 28,5 cm Durchmesser, von einer Meereshöhe von 1450 m.

Alter in Jahren	Jahrringbreite	Jährlicher Flächenzuwachs in qcm	Spezifisches Trockengewicht
101—100 (10)[1]	1,25 mm	10,701	0,347
86—100 (15)	1,66 „	12,305	0,344
76—85 (10)	1,9 „	11,401	0,355
66—75 (10)	1,8 „	8,708	0,361
46—65 (20)	1,6 „	5,228	0,395
17—45 (25)	1,24 „	1,404	0,461
Durchschnitt	1,56 mm	6,787	0,351

90jährige *Pinus cembra* von Berchtesgaden.

Baumhöhe	Durchmesser	Holzteil	Ringbreite mm	Spezifisches Lufttrockengewicht	Spez. Trockengewicht
2 m	29,0 cm	Splint	2,0	0,400	0,363
		Grenze	2,4	0,4029	0,380
		Kern	3,0	0,4112	0,377
		Kern	1,7	0,4730	0,432
		Im Ganzen	1,9	0,4230	0,381

Nach Mathieu wechselt die Dichtigkeit des Holzes von 0,418—0,525.

Die Herbstholzschichten der Jahresringe sind weniger dickwandig, als bei den zweinadeligen Kiefern; es wurde schon darauf hingewiesen, dass dadurch die gleichmässige Struktur des Arvenholzes mitbedingt wird, aber auch das geringe Gewicht des Holzes und dessen weiche Beschaffenheit steht damit in Zusammenhang. — (R.)

Der Eintritt der Blühbarkeit wurde bei Bäumen, die in Mitteldeutschland angebaut waren, schon mit dem 25. Jahre und selbst früher beobachtet, ohne

[1] Zahl der untersuchten Fälle.

dass aber keimfähige Samen ausgebildet wurden (29 a); Nördlinger (150) berichtet, dass in Hohenheim 40jährige Bäume Zapfen mit vortrefflichen Samen ansetzten. An den natürlichen Standorten sollen die Arven erst mit 60 Jahren blühbar werden. Die Blütezeit fällt in den Alpen in den Juni oder Juli. Die männlichen Blüten sind sitzend, 10—15 mm lang, von lebhaft gelber oder roter Farbe und eiförmiger Gestalt, die Antheren mit einem kurzen, dünnhäutigen Konnektivkamm versehen (224). Die kurzgestielten weiblichen Blüten sind aufrecht, über 10 mm lang, eiförmig, violett gefärbt, und stehen einzeln oder bis zu sechs beisammen an der Spitze eines jungen Triebes; die Deckschuppen sind grün, vorn rot überlaufen und bereift, an dem gezähnten Rande fast farblos, die Fruchtschuppen sind purpurviolett gefärbt, bläulich bereift, oberseits gewölbt und mit einem schwachen Kiel versehen (30). Die Bestäubungseinrichtung stimmt bis auf die eiförmige Gestalt der Fruchtschuppen mit der von *P. silvestris* überein. Nach der Befruchtung richten sich die Schuppen auf, wachsen an ihrer Ober- und Unterseite ziemlich gleichmässig, sodass sich an ihrer Spitze keine schildförmige Apophyse ausbildet (Fig. 136, 1, 2); die Fruchtschuppen sind schon frühzeitig mit papillenförmigen Epidermisauswüchsen ausgestattet, welche nach dem Aufeinanderlegen der Schuppen in einander eingreifen und verwachsen, wodurch ein enger Verschluss der Schuppen erreicht wird[1]). Später streckt sich der junge Zapfen nur wenig und bekommt eine fast kugelige Gestalt; im ersten Jahre erreicht er etwa Walnussgrösse und reift im Herbst des zweiten Jahres. Die Zapfen stehen dann ziemlich aufrecht, sind von eiförmiger Gestalt, stumpf, 5—8 cm lang, 3—5 cm dick, von zimmtbrauner (bei var. *helvetica Clairv.* grüngelber) Farbe (Fig. 135). Im unreifen Zustand sind sie grünlich, violett überlaufen; das Gewebe der Schuppen bleibt bis zur Fruchtreife parenchymatisch und zur Reifezeit findet ein Eintrocknen des Parenchyms, besonders an der Basis der Schuppen statt, wodurch diese eine lederige Konsistenz bekommen und die Samen sich allmählich von ihnen lostrennen. Im unreifen Zustand enthalten die Schuppen reichliche Mengen von Harz; dasselbe ist in Gängen enthalten, welche nicht von sklerotischen Fasern umschlossen sind[2]). Es gewährt durch seinen Geruch und Geschmack den sich zwischen den Schuppen entwickelnden Samen dadurch einen Schutz, dass es den Tieren, welche den Samen nachstellen, unangenehm ist. — (K.)

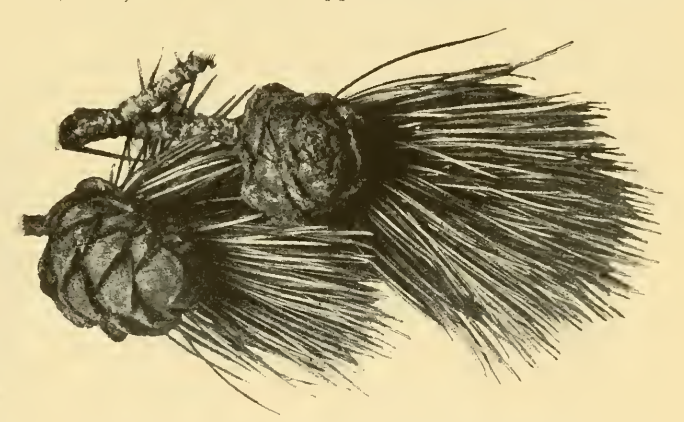


Fig. 135. *Pinus cembra.* Zweige mit Zapfen. Phot. von J. Sigrist, Davos. 1 : 2.

Die Samen, welche sich bisweilen nur in geringer Menge im Zapfen ausbilden, fallen mit diesem im Frühjahr des dritten Jahres von den Zweigen herab. Sie unterscheiden sich von den Samen aller andern *Pinus*-Arten dadurch, dass ihnen der Flügel fast vollständig fehlt; nur ein kaum erkennbarer Rest desselben umzieht als unregelmässiges dünnes braunes Band das Samenkorn zangenförmig und

[1]) Kramer, A., s. S. 173, Anm. 1.

[2]) Hanausek, s. S. 155, Anm. 1.

umschliesst es fest (78) (Fig. 136, 3, 4). Der eigentliche kurze Flügel bleibt mit der Fruchtschuppe verbunden und löst sich auch bei der Samenreife nicht ab[1]). Ein Flugorgan ist also nicht vorhanden und würde auch den grossen und schweren Samen bei ihrem Transport keinen Nutzen mehr gewähren. Die Samen („Zirbelnüsse")

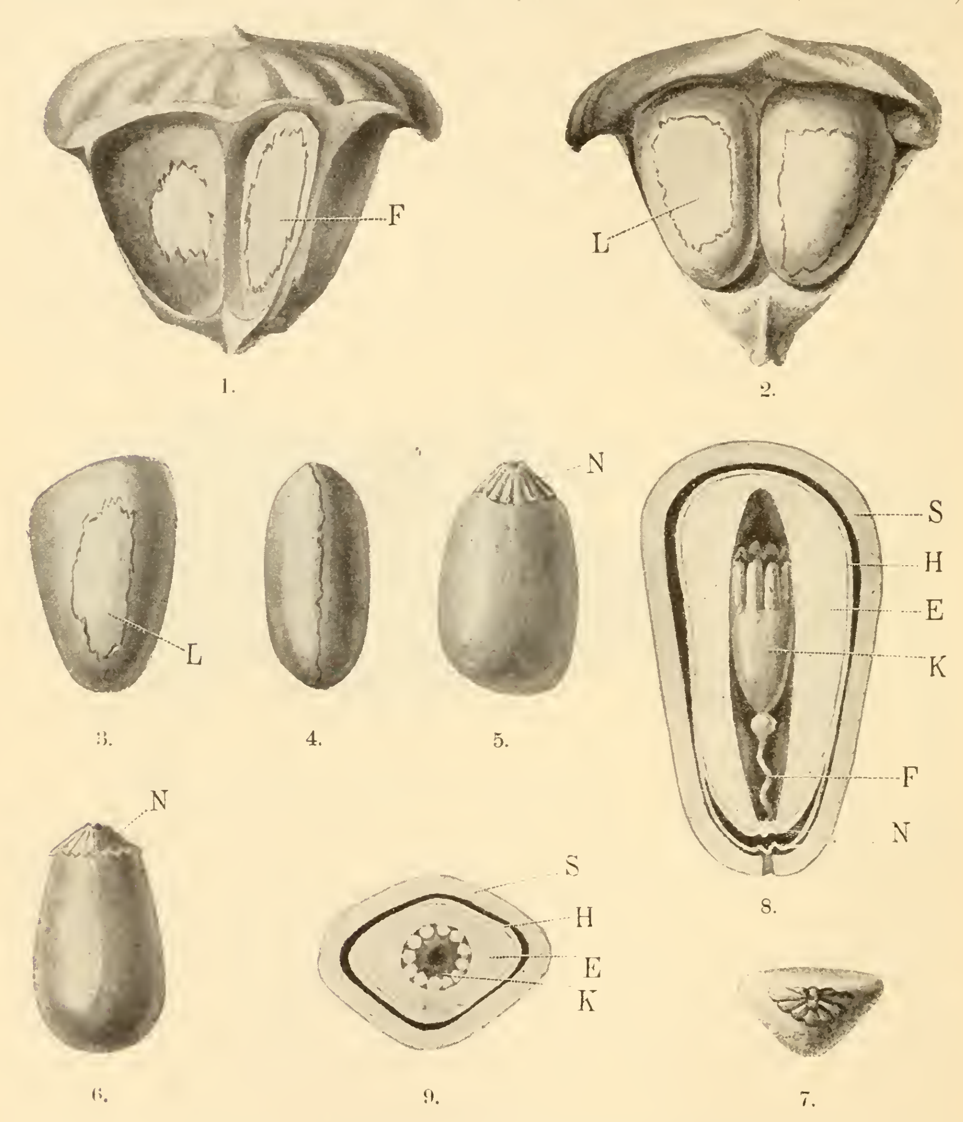


Fig. 136. *Pinus cembra.* Zapfenschuppen und Samen.
1. Zapfenschuppe von aussen, F Rest des Flügels. 2 : 1. — 2. Zapfenschuppe von innen, mit 2 Samen, L Stelle des abgerissenen Flügels, 2 : 1. — 3., 4. Same von der breiten Seite und von der Kante gesehen, 3 : 1. — 5. Same mit, 6. derselbe ohne Samenhaut, N mützenförmiger Rest des Nucellus, 3 : 1. — 7. Same von unten, 3 : 1. — 8. Längsschnitt, 9. Querschnitt durch den reifen Samen, 6 : 1. S Samenschale, H Samenhaut, E Endosperm, K Keimling, F Embryoträger, N Nucellusrest. (Orig. Th. Hool.)

(Fig. 136, 3—9) sind von mattbrauner Farbe, verkehrt eiförmig, stumpfkantig, mit einer stark gewölbten und einer flacheren (ursprünglich der Schuppe anliegenden)

[1]) Matthieu, A., a. a. O., S. 623 f.

Seite; ihre Länge beträgt 9—14, die Breite bis 8 mm. Die Samenschale ist hart, holzig, 1,4—2 mm dick. Die beiden Samen einer Schuppe zeigen häufig etwas verschiedene Gestalt, indem der von der nächsthöheren Schuppe bedeckte in der Regel etwas weniger dick und unten stumpfer erscheint, als der an mehrere benachbarte Schuppen grenzende andere (30). 100 kg Zapfen liefern 17—20 kg Samen[1]), 1 Hektoliter Samen wiegt 50—60 kg, das Kilo enthält 4000—5000 Samen, sodass ein Same 0,20—0,25 g schwer ist; auch eigene Wägungen ergaben für 100 Samen ein Gewicht von 20 g. Mehr als die Hälfte des Gewichtes ist auf Rechnung der Samenschale zu setzen, nämlich nach Schuppe[2]) 56 %. Der Samenkern ist von einer zarten, im trocknen Zustand brüchigen inneren Samenhaut umgeben und enthält 33—56 % eines fetten, angenehm schmeckenden Öles, das aber leicht ranzig wird; im Endosperm liegt ein farbloser Embryo mit 8—12, meistens 10 kurzen, zusammenneigenden Kotyledonen, einem stark angeschwollenen Hypokotyl und einem hakenförmig gekrümmten Würzelchen (Fig. 137).

In der chemischen Zusammensetzung der Arvensamen ist neben dem grossen Gehalt an fetten Ölen der geringe Aschengehalt und die Anwesenheit von Stärke, die unseren übrigen Nadelholzsamen fehlt, auffallend. Nach Jahne[3]) enthalten die Samen 10,22 % Wasser, 23,13 % Ätherextrakt, 4,5 Proteïne, 22,8 % Harze und stickstoffreie Extraktstoffe, 37,94 % Rohfaser, 1,3 % Asche; Lehmann[4]) fand bei Arvensamen sibirischer Herkunft 56 % fettes Öl, 6 % Pflanzenalbumin, 2,7 % Zucker, 1,6 % Stärke, 9 % Wasser, 2,6 % Asche, in letzterer u. a. 24,16 % Kali und 32,11 % Phosphorsäure. In den von der Samenschale befreiten Samenkernen sind nach Schuppe (a. a. O.) enthalten: 3,95 % Wasser, 1,34 % Asche, 46,41 % Fette, 3,12 % Legumin und Globulin, 2,54 % sonstige in Wasser lösliche Eiweissstoffe, 3 % in Wasser unlösliche Albuminsubstanzen, 3,94 % Schleim und 35,3 % Zellulose. Wegen ihres Wohlgeschmackes werden die Zirbelnüsse als Leckerei zum Nachtisch, für Gebäcke und Mehlspeisen in den Alpengegenden und in Sibirien vom Menschen verwendet, und kommen in Tirol, auch in Augsburg und München, auf den Obstmarkt. Hin und wieder wird ein wohlschmeckendes Speiseöl aus ihnen gewonnen; 4 kg Samen liefern 1 kg Öl[5]). Aber dieser Gehalt an Nährstoffen ist auch die Ursache davon, dass den Arvensamen von zahlreichen Tieren nachgestellt wird. Im nördlichen Eurasien bilden sie die Hauptnahrung des Tannenhähers (*Nucifraga caryocatactes* Briss.) und auch bei uns gehört er neben dem Eichhorn und der Haselmaus[6]) zu den Liebhabern der Samen, denen er in solchem Grade nachstellt, das er in den Alpen als eines der grössten Hindernisse für eine ausgiebige natürliche Verjüngung der Arve betrachtet werden muss. Nichtsdestoweniger ist die Arve auf eine synzoische Verbreitung ihrer Samen, und zwar gerade durch die erwähnten Schädlinge, angewiesen; denn beim Abbrechen und Zerhacken der Zapfen verschleppen und verlieren die Vögel einige Samen, die hierdurch ausgesäet werden. Der Tannenhäher trägt bis zu 40 Samen in seinen Backentaschen fort und verpflanzt die Arve auch auf Felszinnen, wohin sie sonst auf keine Weise gelangen könnte (191). Auch Eichhörnchen, welche die auf den Ästen stehenden Zapfen zernagen, um die Samen zu fressen, und

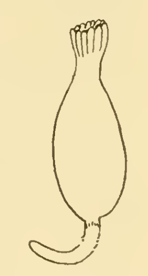


Fig. 137. *Pinus cembra.* Embryo, 5 : 1. (Orig. Rikli.)

---

[1]) Matthieu, A., a. a. O., S. 623 f.
[2]) Archiv der Pharmacie. Bd. 217, 1880. S. 460.
[3]) L. Jahne, s. S. 154, Anm. 4.
[4]) Nach Botan. Jahresber. Bd. 18. 1. Abt. 1890, S. 90.
[5]) Woditschka, a. a. O.
[6]) Vgl. Keller, C. Forstlich-zoologischer Exkursionsführer. 1897, S. 250.

Haselmäuse, welche am Boden liegenden Zapfen nachstellen, verlieren wohl gelegentlich einen Samen und säen ihn damit aus.

Nur alle zehn, unter günstigen Umständen auch alle 6—8 Jahre, setzt die Arve im Alpengebiet eine grosse Menge von Zapfen an (30), dann ist aber die Produktionskraft eine so reichliche, dass die Bäume oft mit Zapfen förmlich überladen sind (Woditschka, a. a. O.); dazwischen gibt es dann wieder Jahrgänge, wo man lange suchen muss, um nur einige Zapfen aufzufinden. Samenjahre waren nach Coaz[1]) in der Schweiz die Jahre 1859, 1869 und 1884. In Nord-Russland und Sibirien scheint der Baum noch eine grössere Produktionskraft zu besitzen. Walewski[2]) gibt für das Gouvernement Perm an, dass hier alle zwei bis drei Jahre ein Samenjahr zu verzeichnen sei; nach diesem Autor sollen ein warmer Frühling und ein nicht zu dürrer Sommer wesentliche Vorbedingungen für ein gutes Samenjahr sein. — (R.)

10. Pinus strobus L. Weymouthskiefer. (Bearbeitet von Kirchner).

Die Weymouthskiefer ist erst zu Beginn des 18. Jahrhunderts in Europa eingeführt worden, findet sich jetzt aber nicht nur in Gärten und Parks als Zierbaum angepflanzt, sondern ist schon seit länger als einem Jahrhundert in unserm Gebiet wegen ihrer wertvollen Eigenschaften bestandesmässig angebaut und darf jetzt als ein Glied des mitteleuropäischen Wirtschaftswaldes angesehen werden. In Bezirken, wo die Weymouthskiefer schon länger gebaut wird, hat sie sich sogar eingebürgert, so nach Wappes[3]) in der Gegend von Trippstadt in der bayerischen Pfalz, wo in alten Beständen natürliche Verjüngung eingetreten ist. Auch Nördlinger (**150**) erwähnt natürlichen Anflug als eine häufige Erscheinung.

Die Heimat des Baumes ist das östliche Nordamerika[4]), wo er, oft dichte Bestände bildend, von New-Foundland bis Georgia und im Westen bis Minnesota, Illinois und Iowa vorkommt. Die Nordgrenze des natürlichen Verbreitungsbezirkes verläuft zwischen 49 und 51° n. Br., die südlichsten Standorte in Alabama und Georgia liegen bei ca. 34° n. Br.; das Gebiet des besten Gedeihens des Baumes liegt in der Region der grossen Seen und im Bezirk des St. Lorenz-Stromes, in den Staaten Wisconsin, Michigan, Minnesota, Ontario, Quebec, Maine, New-Brunswick, New-Foundland und Nova Scotia, und beträgt mehr als 1 Million Quadratkilometer (Spalding). Die Weymouthskiefer bevorzugt die Ebene, steigt aber in Nordcarolina bis 1300 m, in den Adirondacks bis 760 m auf[5]) und zieht sich im südlichen Teil ihres Gebietes auf die Gebirge (nicht unter 600 m) zurück. Sie ist der wichtigste Waldbaum der westlichen Vereinigten Staaten; Spalding schätzt den Wert ihrer Produkte i. J. 1898 auf über 100 Millionen Dollar und gibt den gesamten Holzvorrat an Weymouthskiefern zu ca. 260 Milliarden Festmeter, den jährlichen Ertrag zu 14 Milliarden Festmeter an. Dabei sollen die gegenwärtigen Bestände nur noch 22% der ursprünglichen ausmachen.

---

[1]) Zeitschrift für das schweiz. Forstwesen. Bd. 9, Heft 4.

[2]) Zeitschrift des St. Petersburger Forstvereins. 1875, Dezemberheft.

[3]) Forstlich-naturwissensch. Zeitschrift. Bd. 5. 1896. S. 205.

[4]) Über die Entwickelung und das sonstige Verhalten von *Pinus Strobus* in Nordamerika gibt Auskunft: The White Pine (*Pinus Strobus* L.), by V. M. Spalding, revised and enlarged by B. E. Fernow. Bulletin No. 22. U. S. Department of Agriculture, Division of Forestry. Washington 1899. Diese Monographie ist im Text vielfach benützt und unter dem Namen der beiden Autoren zitiert worden.

[5]) Britton, N. and Brown, A. Illustrated Flora of the Northern United States, Canada and the British Possessions. New-York. 1896—98. Vol. I. p. 50.

A. Engler[1]) unterscheidet in der pflanzengeographischen Gliederung Nord-Amerikas eine „Zone der *Pinus strobus*“, deren Umfang sich mit der Verbreitung dieser Pflanze deckt, wie sie auf der Karte bei Spalding angegeben ist. Sie kommt entweder in reinen Beständen vor, oder gemischt mit *Tsuga canadensis* Carr., *Pinus resinosa* Sol., *P. divaricata* Sudw. und Laubhölzern (Buche, Ahorn, Birke, Eiche, Kastanie); die Begleitpflanzen s. bei Engler a. a. O.

Neben ihrer Schnellwüchsigkeit und der Güte ihres Holzes verdankt die Weymouthskiefer ihre Einführung in unsere Forste ihrer ungemeinen Anspruchslosigkeit in Bezug auf Boden und Klima. In ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet findet sie sich noch in Gegenden mit einer mittleren Jahrestemperatur von + 5° C und mit Wintern, in denen — 42° C. beobachtet worden sind; sie ist deswegen bei uns gegen Winterkälte ganz unempfindlich, zudem auch dem Schneebruch wenig unterworfen (30). Sie liebt zwar frischen und nahezu nassen Boden, gedeiht aber auch noch auf trockeneren Böden verhältnismässig gut; nur ganz trockene Sandböden, Flugsand und die schlechtesten Kieferböden meidet sie und wird auf ihnen von der gemeinen Kiefer bald überholt. Ihre beste Entwicklung findet sie in ihrer Heimat längs der Wasserläufe und am Ufer der Seen, auch auf grossen Alluvialebenen. Die Ansprüche, welche die Weymouthskiefer an das Licht macht, sind so gering, dass sie Beschattung von oben und von der Seite gut erträgt, und in dieser Hinsicht etwa zwischen der Fichte und der Tanne steht. Spalding sagt über ihre Fähigkeit, Beschattung zu ertragen: Sie übertrifft in dieser Beziehung alle andern Kiefern, die gewöhnlich lichtbedürftig sind; sie ist infolge davon befähigt, sehr dichte Bestände zu bilden mit grösserer Stammzahl und grösserem Ertrag, als die lichtbedürftigeren Arten; nicht nur bleiben die unteren Äste sehr lange lebend, sondern sie bleiben auch nachher noch lange erhalten; astreinere Bestände bilden sich in Mischung mit schattenden Begleitern. Mit der Fichte verträgt sie sich (in Deutschland) in Mischbeständen gut, da sie von dieser im Höhenwachstum etwa vom 50. Jahre an überholt wird, aber den Schatten erträgt; mit der gem. Kiefer gemischt überwächst sie diese auf besseren Standorten etwa vom 30. Jahre an und unterdrückt sie durch Lichtentzug.[2])

Hinsichtlich der Bodenart ist die Weymouthskiefer wenig wählerisch; zwar sagen ihr ton- oder lehmhaltige Böden am besten zu, aber auch auf lehmarmem, doch humosem Sandboden wächst sie kräftig und kommt noch auf den an mineralischen Nährstoffen und Humus ärmsten Unterlagen fort; nur die heissen, leicht austrocknenden Kalkböden sagen ihr nicht zu (30). Ob der Baum, wie angegeben wird, selbst die gemeine Kiefer und die Birke an Anspruchslosigkeit übertrifft, darüber sind die Ansichten der Forstwirte geteilt. Ramann,[3]) welcher den Standpunkt vertritt, dass die Ansprüche der Baumarten im wesentlichen durch die Menge und den Aschengehalt der Blätter bedingt werden, schliesst aus dem von ihm gefundenen Aschengehalt der Weymouthskieferblätter von 1.31 % der Trockensubstanz auf sehr grosse Anspruchslosigkeit des Baumes; Ebermayer (18) folgert aus dem mittleren Aschengehalt der Blätter, welcher 2.35 % der Trockensubstanz, davon 0,37 % Phosphorsäure, beträgt, dass er in seinen Ansprüchen an den Boden zwischen der Fichte und der gemeinen Kiefer steht. Auch Holzkörper und Rinde sind nach R. Weber[4]) an Mineralstoffen auffallend arm, in einem von ihm untersuchten 66jährigen Stamm betrug

[1]) A. Engler, Die pflanzengeographische Gliederung Nordamerikas. Notizblatt des Kgl. Bot. Gartens und Museums zu Berlin. Appendix IX. 1903.

[2]) Wappes, L., a. a. O.

[3]) Zeitschrift f. Forst- u. Jagdwesen. Bd. 15. 1883. S. 1.

[4]) Forstlich-naturwissenschaftl. Zeitschrift. Bd. 2. 1893. S. 213.

z. B. die Reinasche des Holzes 0,104 %, die der Rinde 0,346 %; diese Armut bezieht sich in erster Linie auf den Kalkgehalt, während das Kali in Holz und Rinde etwa 1/4 der Asche ausmacht, und ein Gehalt an Tonerde bis zu 6,30 % der Asche festgestellt wurde. Die Rinde enthält nur ca. 1/8 vom Reinaschegehalt der Kiefernrinde, darin aber 13,24 % Phosphorsäure. Einen grossen Teil der dem Boden entzogenen Nährstoffe ersetzt die Weymouthskiefer wieder durch ihre reichliche Nadelstreu, welche im dichten Bestande kaum eine Bodenvegetation aufkommen lässt.

Die Keimung der Samen wird durch eine intermittierende Erhöhung der Temperatur über 20° C begünstigt[1]) und verläuft wie bei den übrigen *Pinus*-Arten, doch zieht sich das vollständige Auskeimen des Saatgutes über eine sehr lange Zeit hin. Die Keimfähigkeit der Samen beträgt durchschnittlich 61 %, für Nordamerika werden 75 % angegeben. Der Same soll (nach Spalding) bis zu 5 Jahren seine Keimfähigkeit behalten. Das Keimpflänzchen trägt auf seinem meist rötlich gefärbten Hypokotyl einen Quirl von 8—11 rein grünen Kotyledonen, welche ca. 25 mm lang, 3kantig und auf ihrer Innenkante meistens etwas gesägt sind; sie haben einen ähnlichen anatomischen Bau, wie die der Arve, zeigen aber in der Regel nur 2 in den Seitenkanten liegende Harzgänge. Die Primärnadeln sind flach, beiderseits rein grün, an den Rändern gesägt, etwas schmäler als bei der Arve; sie unterscheiden sich von den Blättern der Kurztriebe durch Vorhandensein von Spaltöffnungen auf der Epidermis beider Seiten und durch Fehlen des Hypoderms (13). Vom 2. Jahre an beginnt die Bildung der Kurztriebe, vom 3. an die von Astwirteln; in den nächsten Jahren entwickeln sich nicht selten Nachschosse durch Prolepsis der Knospen. Nach den Angaben von Th. Hartig (29a) und von Hempel und Wilhelm (30) ist die Pflanze schon in der Jugend auf ihr zusagendem Boden sehr raschwüchsig, sodass vielleicht mit Ausnahme der Pappel keiner unserer einheimischen Waldbäume ihr darin gleich kommt; im Alter von 3 Jahren pflegt sie eine Höhe von über 30 cm erreicht zu haben, mit 10 Jahren ist sie 3—5 m hoch (29 a, 30). Auch amerikanische Züchter geben an, dass die jungen Pflanzen im 1. Jahr 5—7 1/2 cm, im 2. Jahr 10—15 cm, im 3. Jahr 30—37 cm, im 4. Jahr 60—75 cm hoch werden. Im Walde gemessene, durch natürliche Aussaat angeflogene Pflanzen zeigten dagegen nur folgende mittlere Höhen:

im 1.	Jahr	3,7 cm	im 4.	Jahr	20 cm
„ 2.	„	7,5 „	„ 5.	„	30,7 „
„ 3.	„	12,5 „	„ 6.	„	70,75 „ (Spalding).

Mit den letzteren Zahlen zeigen diejenigen eine ziemliche Übereinstimmung, welche Ph. Flury[2]) für junge, auf Tonboden erwachsene Pflanzen erhielt; danach betrug die durchschnittliche Höhe:

im Alter von	bei grossen	mittleren	kleinen Exemplaren
1 Jahr	3	2	1 cm
2 „	5	4	3 „
3 „	10	7	5 „
4 „	22	13	8 „
5 „	53	28	16 „
6 „	102	56	25 „

Die Bewurzelung ist ausserordentlich stark und reicher ausgebildet als bei *P. silvestris:* eine mächtige Pfahlwurzel entwickelt weit ausreichende Seiten-

---

1) Burchard, O. nach Botan. Jahresbericht. Bd. 22. Abt. 1. 1894. S. 226.
2) Schweiz. Centralblatt f. d. forstliche Versuchswesen. Bd. 4. 1895. S. 189.

wurzeln (29a)[1]). Bei jungen Pflanzen gehen vom Wurzelhalse kräftige, horizontal und in die Tiefe streichende Hauptwurzeln aus, die sich an 5jährigen Pflanzen bis in die 4. Ordnung anzweigen (19). An den auf weite Strecken mit starken braunen Haaren besetzten Langwurzeln entspringen gabelig verzweigte, haarlose Kurzwurzeln, welche zu Mykorrhizen umgebildet sind (8). Das Vorkommen der letzteren ist zuerst von Frank[2]) erwähnt worden, doch ist über die Allgemeinheit ihres Auftretens oder die Bedingungen desselben nichts näheres bekannt. Während des Winters sind die Wurzeln dunkel gebräunt; die untere Temperaturgrenze für ihr Wachstum, wie für das der Sprosse, liegt bei 5—6° C (19).

Die Verzweigungsweise der Achsen ist im ganzen dieselbe, wie bei den übrigen *Pinus*-Arten: die der Verlängerung der Hauptachse dienende Endknospe ist von 4—8 Quirlknospen umgeben, welche sich sehr regelmässig und etwas steif entwickeln (29a). Die aus den Winterknospen hervorwachsenden Endtriebe zeigen dieselbe aufrechte Stellung, wie bei *P. silvestris*; später sinken sie so rasch abwärts, dass schon gegen Mitte Juli die Seitenzweige 1. Ordnung Winkel von 50—60° mit der Hauptachse bilden. Dabei sind die Triebe der ganzen Länge nach in weitem Bogen aufwärts gekrümmt, sodass ihre Enden oft noch beinahe senkrecht bleiben. Das Abbiegen der Triebe schreitet dann noch weiter fort und die einjährigen Zweige sind mit ihrem unteren Teile bereits ziemlich horizontal gerichtet. An den älteren Ästen, deren Enden schon eine sehr geneigte Lage haben, geht das Auswärtsbiegen der an verschiedenen Seiten des Astes stehenden Seitentriebe nicht gleichmässig vor sich. Die auf der oberen Seite stehenden Triebe behalten fast ihre ursprüngliche Stellung und bleiben annähernd senkrecht, während zu gleicher Zeit die an der Unterseite inserierten Triebe sich so schnell senken, dass sie gegen Ende der ersten Vegetationsperiode gewöhnlich schon eine ungefähr horizontale Lage einnehmen. Zu den diese Wachstumsbewegungen hervorrufenden Ursachen, von denen bei *P. silvestris* die Rede war (vergl. S. 183 f.), gesellt sich bei *P. strobus* noch eine unter den gewöhnlichen Bedingungen nicht hervortretende, sondern erst bei Klinostatenversuchen bemerkbare Epinastie der Zweige; das Bestreben der Seitentriebe, unabhängig von der geotropischen Nachwirkung auf ihrer der Abstammungsachse zugewendeten Seite stärker in die Länge zu wachsen, wird anfänglich durch den negativen Geotropismus verdeckt, wirkt aber später im Sinne der Wegkrümmung (7). Die Grösse des Achsenwinkels, welchen die Seitentriebe 1. Ordnung mit der Hauptachse bilden, stellte Burtt (7) von durchschnittlich 50.9° an vorjährigen Zweigen bis auf 90° an 8jährigen fest, der geotropische Winkel der Zweigenden steigt in derselben Weise von 25 auf 45°; zwischen den Seitentrieben 1. und 2. Ordn. beträgt der Achsenwinkel 28—55°, die Neigung 28—30°, zwischen den Seitentrieben 2. und 3. Ordnung der Achsenwinkel 33—45°, die Neigung 29—30°. Die Bildung der polykormischen Krone vollzieht sich wie bei *P. silvestris*. Bei ungestörter Entwicklung behält sie auch im Alter ihre anfängliche schlanke Kegelform und reicht auch an Bäumen, welche im Schluss erwachsen, tiefer herab als bei *Pinus silvestris* und *P. nigra*; bei freiem Stande behält der Stamm sehr lange seine unteren Äste. Noch an 30 m hohen Bäumen können die Astquirle sehr deutlich bis zum Boden hin verfolgt werden, wie bei keiner andern Holzart. Sehr charakteristisch für die Kronenbildung ist die Eigentümlichkeit, dass manche Äste, regellos verteilt, sich weit stärker verlängern als die übrigen, und so über den allgemeinen Umriss der Krone hinausragen.

In den Achseln der am oberen Teil der Langtriebe sitzenden Schuppen-

---

[1]) Die Angaben Spaldings für die amerikanischen Weymouthskiefern stehen damit im Widerspruch, denn er schreibt ihnen eine oberflächliche Bewurzelung zu.

[2]) Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft. Bd. 3. 1885. S. XXXII.

blätter entwickeln sich die Kurztriebe, welche nahe beisammen und an der Spitze der Zweige dicht gedrängt stehen; am unteren Ende produzieren die Zweige auf einige Zentimeter Länge keine Kurztriebe. Diese beginnen mit einer aus gelblichbraunen langen losen glänzenden Schuppenblättern gebildeten Scheide, welche teilweise schon im Lauf des ersten Jahres abfällt, und enden mit 5, selten 4 Nadeln von 6—10.5 cm Länge und etwa 1/2 mm Dicke. Sie sind feiner und weicher als die der Arven, von einer mehr dunklen Farbe, dreikantig, spitz, auf den beiden Seitenflächen von den dort liegenden 3—5 Spaltöffnungsreihen blaugrün gefärbt, an den Kanten feingesägt. Wie die Nadeln der Arve, denen sie auch im anatomischen Bau sehr ähnlich sind, enthalten sie in dem wenig umfangreichen Transfusionsgewebe nur ein Gefässbündel ohne Sklerenchymfasern und tragen auf der gewölbten Unterseite keine oder fast keine Spaltöffnungen; die Epidermiszellen sind weniger dickwandig als bei *P. Cembra*, das Hypoderm ist dünnwandig und nur eine Zellreihe stark, Harzkanäle sind in der Regel nur 2 vorhanden, sie werden von einer Lage von Zellen umscheidet, welche den Hypodermfasern ganz ähnlich und ebenfalls nur wenig verdickt sind, und liegen der Epidermis der Blattunterseite dicht an (30. K). Wegen des verhältnismässig zarten Hautgewebes der Nadeln ist der Baum gegen Lufttrockenheit bei mangelnder Wasserzufuhr aus dem Boden empfindlich.

Die Entwicklung der Nadeln beginnt (in Wien) durchschnittlich am 21. Mai (**224**); sie werden 1 1/2—4 1/2, in der Regel aber nur 2 Jahre alt und fallen nach ihrem Absterben in derselben Weise ab, wie bei *P. silvestris*; dabei hinterlassen sie rundliche, nur wenig hervortretende Narben. Im ersten Jahre sind sie an den Zweigenden aufgerichtet, am 2jährigen Trieb stehen sie viel weiter vom Zweige ab, auch führen sie in der Kälte Bewegungen aus, indem sie sich dichter an den Zweig anlegen (K). Diese wohl als chionophob zu deutenden Lageveränderungen sind auch von Nördlinger (**150**) beobachtet worden, die von Hofmeister[1]) und von J. W. Moll[2]) geschilderte Bewegung, bei welcher sich die Nadeln in der Kälte um 12—14° senken und nach dem Auftauen sich wieder aufrichten sollen, habe ich dagegen nicht wahrnehmen können. Die Nadeln duften stark und sind nach Anders und Miller[3]) in erheblichem Masse im stande, Ozon zu erzeugen.

Die Winterknospen sind eiförmig, zugespitzt, etwa 10 mm lang, ihre ca. 30—40 Schuppen dünn, braun mit farblosem dünnem Rande, dicht über einander liegend und Harz absondernd. In ihrem Bau gleichen sie den Knospenschuppen von *P. cembra*, an ihrer Unterseite tragen sie Drüsenhaare und mehrzellige, dickwandige einfache Haare (79).

Das Höhenwachstum der Weymouthskiefer ist besonders in der Jugend sehr bedeutend; in verschiedenen Altersperioden zeigen die Höhen folgende Verhältnisse:

Im Alter von	I[4])	II[5])
10 Jahren	3—5 m	4 m
20 „	8—10 „	12 „
30 „	12—14 „	17.2 „

[1]) Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. S. 279.

[2]) Archives Néerlandaises des sc. exactes et naturelles. t. 15. 1880. p. 345.

[3]) American Naturalist. Vol 19. 1885. p. 858.

[4]) Im Durchschnitt aus verschiedenen Angaben nach Hempel und Wilhelm (30).

[5]) Nach M. Endres in Allgem. Forst- u. Jagdzeitung. Bd. 66. 1890. S. 206. — Die Angaben sind Durchschnittszahlen von 9 auf bestem Standort I. Bonität in Mischung mit Tanne, Fichte, Kiefer und Lärche erwachsenen, ca. 112jährigen Bäumen aus einem Revier in der Nähe von Karlsruhe i. B.

Im Alter von	I	II
40 Jahren	16—18 m	21,4 m
50 „	19—21 „	24,6 „
60 „	22—24 „	27,0 „
70 „	25—27 „	29,0 „
80 „	28—29 „	30,6 „
90 „	30—31 „	31,7 „
100 „	32—33 „	32,6 „
110 „	—	33,2 „

Bei den unter II angeführten Bäumen betrug der Höhenzuwachs in 5jährigen Perioden:

im Alter von	m	im Alter von	m
5—10 Jahren	2,0	60—65 Jahren	1,0
10—15 „	3,9	65—70 „	1,0
15—20 „	4,1	70—75 „	0,8
20—25 „	2,8	75—80 „	0,8
25—30 „	2,4	80—85 „	0,6
30—35 „	2,3	85—90 „	0,5
35—40 „	1,9	90—95 „	0,5
40—45 „	1,6	95—100 „	0,4
45—50 „	1,6	100—105 „	0,3
50—55 „	1,4	105—110 „	0,3
55—60 „	1,0		

Sehr deutlich ist in diesen Zahlen die grosse Periode des Höhenwachstumes ausgedrückt, deren Kulminationspunkt zwischen dem 15. und 20. Lebensjahr liegt. Auch nach den Beobachtungen von Wappes (a. a. O.) über einen der ältesten Weymouthskieferbestände Deutschlands bei Trippstadt lag das Maximum des jährlichen Höhenzuwachses in einem Falle mit 92 cm in einem Alter von 17—18 Jahren, in einem andern zwischen dem 18. und 27. Jahre mit 89 cm. Nach Messungen an 8 freistehenden Bäumen einer Allee in Ann Arbor (Michigan) betrug dort der jährliche Höhenzuwachs vom 1.—6. Jahr im Mittel 15,75 cm, vom 7.—12. Jahr 45 cm, vom 13.—18. Jahr 69 cm, vom 19.—24. Jahr 65 cm (Spalding).

Nach Endres (a. a. O.) zeigte die Weymouthskiefer in dem erwähnten Mischbestande, ebenso wie gemeine Kiefer und Lärche, in der Jugend ein rascheres Wachstum, als Fichte und Tanne, wurde von diesen aber im 60.—70. Jahre eingeholt und später überholt; bezüglich der Raschwüchsigkeit in der Jugend wurde sie nur von der Lärche übertroffen. Ein 112jähriges Exemplar in demselben Bestande hatte eine Höhe von 34,2 m, und von Schier[1]) wird ein 120jähriger Baum von 37,5 m, ein 124jähriger von 40 m Höhe erwähnt. In Nordamerika erreicht der Baum nach Britton und Brown (a. a. O.) eine Höhe bis zu 53 m, nach Spalding im Staate Maine, dem „Kiefern-Staat“, sogar bis 76 m.

Vom Verlaufe des Höhenwachstumes der Weymouthskiefer in ihrer Heimat gibt Spalding folgende Darstellung, die sich auf im Schluss erwachsene Bäume reiner Bestände bezieht. Das langsame Wachstum des Sämlings wird vom 6. Jahre an durch eine rasche Höhenzunahme abgelöst, welche im 10. Jahre ein Maximum von 40 cm bei herrschenden Stämmen erreicht; bei mitherrschenden Stämmen verschiebt es sich auf das 20. Jahr und beträgt 32,5 cm, bei unterdrückten auf das 40. Jahr mit weniger als 30 cm. Von diesem Maximum aus sinkt der Höhenzuwachs konstant, am raschesten bei den herrschenden Stämmen. Im 100. Jahr

[1]) Zentralbl. f. d. gesamte Forstwesen, Bd. 25, 1901, S. 177.

ist der Höhentrieb bei letzteren auf 15, bei beherrschten auf 17.5 cm herabgesunken; vom 160.—170. Jahre an zeigen die Stämme aller Klassen nur noch einen Zuwachs von 5 cm, welchen sie gleichmässig noch ein weiteres Jahrhundert beibehalten. So kommt es, dass die Krone sich niemals abflacht. Sehr alte, 400jährige und ältere Bäume erreichen selten eine grössere Höhe als 58.8 m: ganz ausnahmsweise wurde die Höhe von 61 m gemessen. In Mischung mit andern Holzarten steigert sich das Höhenwachstum der Weymouthskiefer.

Bezüglich des Dickenwachstumes der Stämme macht Endres folgende Angaben. Es betrug in 1.3 m Höhe

im Alter von	der Stammdurchmesser cm	der durchschn. jährl. Dickenzuwachs seit 10 Jahren — mm
10 Jahren	4.5	—
20 ..	19,6	15,1
30 ..	28.4	8,8
40 ,,	35.0	6,6
50 ,,	40.5	5,5
60 ..	44,0	3,5
70 ..	47,0	3.0
80 ..	49,7	2,7
90 ,,	51.8	2.1
100 ,,	53.5	1.7
110 ..	55.0	1.5

Darnach ist die Zunahme des Durchmessers in der Jugend ebenfalls sehr bedeutend, sinkt nachher aber gleichmässig und stark; auf die Fläche des Jahrringes im Querschnitt bezogen tritt das Maximum des Zuwachses zwischen dem 20. und 30. Jahre ein. Für Nordamerika schildert Spalding den Gang des Dickenwachstumes in geschlossenen, gut gepflegten, reinen Beständen folgendermassen: Es ist am Sämling sehr gering, an jungen Bäumen sehr stark, sodass hier die Jahrringbreite 4—12,5 mm beträgt; gleichzeitig mit dem Höhenwachstum nimmt auch das Dickenwachstum ab. Bei 60—80jährigen Bäumen ist der Jahrring gewöhnlich nur noch 2 mm breit und sinkt allmählich auf 1.7, selten bis auf 1 mm. Wüchsige Bäume erreichen im Walde mit 40 Jahren einen Durchmesser von 15—22.5 cm in Brusthöhe, mit 50 Jahren 25—28 cm, mit 80 Jahren 37.5—42.5 cm, mit 100 Jahren 45—50 cm. Um einen Durchmesser von 75—100 cm zu erreichen, was der gegenwärtig nur noch selten zu findenden besten Marktware entspricht, sind mehr als 200 Jahre erforderlich; an Bäumen im Alter von 400—450 Jahren finden sich Stammdurchmesser von 125—160 cm und darüber. Stämme von 1 m Durchmesser bei einem Alter von 300 Jahren waren früher keineswegs selten. Das Maximum des Flächenzuwachses auf dem Querschnitt tritt nach Spalding zwischen dem 60. und 120. Jahr ein. Der Gipfelpunkt des jährlichen Zuwachses der Schaftmasse des Stammes fällt nach Endres zwischen das 45. und 50. Jahr; nach den Beobachtungen von Wappes erwies sich bei Trippstadt die Weymouthskiefer der gemeinen Kiefer weit überlegen und übertraf auch noch die Fichte, obgleich sie im Höhenwachstum von beiden etwas überflügelt wurde.

Das Holz zeigt breite, aber wenig deutliche Jahrringe, in jedem derselben nur einen Kreis von weiten Harzkanälen; die Ausbildung des rötlichgelben Kernholzes beginnt nach Wappes oft schon im 17.—18. Jahr und schreitet zwar langsam, immerhin aber viel schneller als bei der gemeinen Kiefer vor; erst vom 50.—60. Jahre an wird der Splintring schmäler, bei 100jährigen Stämmen geht er oft auf 2, selbst 1,5 cm Breite zurück. Das spezifische Gewicht beträgt frisch 0.45—1.02, durchschnittlich 0,83, im trockenen Zustande bei ganzen haubaren

Stämmen durchschnittlich 0,37, die Druckfestigkeit 420 kg pro 1 qcm; danach steht das Weymouthskieferholz bezüglich des spez. Trockengewichtes hinter dem von Kiefer, Fichte und Tanne zurück, übertrifft aber letzteres (400 kg) an Druckfestigkeit. Die Verteilung von Raumgewicht und Druckfestigkeit des Holzes im Stamm stimmt mit den entsprechenden Verhältnissen bei *P. silvestris* überein (71). Nach Ramann und Will[1]) nimmt der Aschengehalt im Stamme (vgl. S. 273) gegen die Krone hin absolut zu.

In der primären Anordnung der Gewebe findet man in der Rinde der Achsenorgane nur einen Kreis von Harzkanälen; diese, sowie die im Baste enthaltenen verlaufen bisweilen radial, indem sie an einem Ende rechtwinkelig umbiegen.[2]) Die relative Verteilung der Harzkanäle in Holz und Rinde ist verschieden von derjenigen bei *Pinus silvestris,* und die Rinde bei *P. strobus* verhältnismässig harzreicher: an zweijährigen Pflanzen fand Knowles[3]) im 2. Jahrring bei *P. strobus* 28 Harzgänge in der Rinde und 27 im Holz, bei *P. silvestris* 9 in der Rinde und 37 im Holz. Die Epidermis der jungen Zweige ist — trotz der gegenteiligen Angaben in den systematischen Werken — ziemlich dicht braunhaarig, sie trägt nach v. Tubeuf (79) einfache und Drüsenhaare; schon im 1. Jahre beginnt sie abzuschülfern und wird durch eine unter ihr sich bildende dünne Korklamelle ersetzt, sodass die Triebe jetzt schon eine schwarzbraune Farbe annehmen. Etwa bis zum 20. Jahre bleibt die Borke glatt und geschlossen, glänzend, von schwärzlichgrauer Farbe, mit kleinen Lentizellen versehen; später, im 20.—30. Jahre, dringt die Borkebildung so tief in den Stamm ein, dass von der lebenden Innenrinde, wie bei *P. nigra*, nur ein wenige mm breiter Mantel übrig bleibt; die Borkeschuppen sind kleiner als bei jener, mehr zusammenhängend und an der Oberfläche weniger glatt, sie bilden gekrümmte, 0,4 mm und darüber dicke Platten. In der Borke erweitern sich die Harzkanäle oft zu kleinen Harzbeulen (53, 30).

Die wahrscheinlich ältesten Weymouthskiefern in Deutschland (im exotischen Garten zu Hohenheim) sind etwa 130 Jahre alt[4]); die von Spalding und Fernow in Nordamerika untersuchten Bäume hatten ein Alter bis zu 461 Jahren.

Die Blühbarkeit tritt bei freistehenden Bäumen schon im 12.—15. Jahre, nach Spalding in Nordamerika im 15.—20. Jahr, im Schlusse selten vor dem 50. Jahre ein; ältere Bäume tragen alle 2—3 Jahre Samen. Nach Wappes (a. a. O.) hatten gutwüchsige Exemplare im Einzelbestand oft schon mit 17—18 Jahren Zapfen und war die Samenproduktion im allgemeinen frühzeitig, häufig und reichlich, sodass von der 15 ha grossen, mit Weymouthskiefern bestandenen Fläche in manchen Jahren 500—600 Hektoliter Zapfen mit ebensoviel Kilo Samen geerntet wurden. In Amerika sind Fehljahre sehr häufig, es werden wohl Zapfen gebildet, aber ihre Samen sind taub; Dawson rechnet auf je 5 Jahre ein Samenjahr (Spalding). Die Blütezeit fällt in den Mai oder Anfang Juni, die Bestäubungsverhältnisse unterscheiden sich von den bei *P. silvestris* geschilderten nur in unwesentlichen Punkten. Die männlichen Blüten stehen meist zu 5—6, auch in grösserer Zahl beisammen, sind gestielt, am Grunde von bräunlichen Schuppen umgeben, eiförmig, 9—15 mm lang, ihre Antheren tragen einen aufrechten, kurzen, häutigen Konnektivkamm. Die weiblichen Blüten stehen einzeln oder zu 2—5 aufrecht an den Zweigspitzen, sie sind lang gestielt, schlank walzenförmig, 12—15 mm lang und bestehen aus rötlichen, rundlichen Deckschuppen und ungekielten dicken, horizontal stehenden Fruchtschuppen.

---

[1]) Zeitschrift f. Forst- u. Jagdwesen. Bd. 11. 1882. S. 54.

[2]) E. Sanford in American Naturalist. Vol. 21. 1887. p. 178.

[3]) Botanical Gazette. Vol. 11. 1886. No. 8.

[4]) C. Fischbach in Forstwissenschaftl. Centralblatt. Bd. 4. 1882. S. 398.

welche oberseits bläulichgrün, unterseits gelbgrün gefärbt sind. Die Stiele der weiblichen Blüten sind mit zungenförmigen, bräunlichen, am Rande gewimperten Schuppen besetzt und mit rückwärts gerichteten weisslichen Härchen bekleidet (30).

Nach der Bestäubung wachsen die Fruchtschuppen auf ihrer Ober- und Unterseite gleichmässig und verdicken sich wenig, bilden deshalb an der Spitze keine schildförmigen Apophysen aus; die Schuppen richten sich auf und legen sich mit ihren mittleren Teilen dicht auf einander, wobei sie nach A. Kramer (a. a. O.) dadurch eng verwachsen, dass die beiderseitigen Epidermen mit papillenartigen Auswüchsen ineinander greifen. Die jungen Zapfen erreichen bis zum Herbst eine Länge von etwa 2 cm bei 5—7 mm Dicke. Sie behalten noch ihre aufrechte Stellung und zeigen eine rötlichbraune Farbe, welche davon herrührt, dass das im Innern noch vorhandene Chlorophyllparenchym von einem mehrschichtigen braunwandigen Korkgewebe verdeckt wird, welches sich unter der stark cuticularisierten Epidermis der Aussenseite der Schuppen entwickelt hat. Erst im folgenden Frühjahr biegen sich die Zapfen auf ihren Stielen nach abwärts und vergrössern sich rasch; man kann jetzt an ihnen, ähnlich wie bei *Pinus silvestris*, den im Vorjahre gewachsenen bräunlichen Endteil der Schuppen von dem grünlichen, noch im Wachstum begriffenen unterscheiden. Sie reifen im September des 2. Jahres, zeigen nun eine spindelig-walzenförmige Gestalt, eine Länge von 10—16 cm und eine Dicke von ca. 3 cm; die Fruchtschuppen sind braun, verholzt, aber dünn, und nur an der Unterseite ihrer Basis Sklerenchymzellen führend, teilweise mit Harz überzogen; sie spreizen sich bald nach der Reife infolge des Eintrocknens ihres parenchymatischen Gewebes auseinander und lassen die mit einem 20—25 mm langen, fest sitzen bleibenden Flügel versehenen Samen ausfallen. Dieser Flügel greift mit seinen unteren zangenartigen Enden, welche bedeutend verdickt sind, auf Ober- und Unterseite des Samens über, hält ihn dadurch fest, bricht aber leicht oberhalb der Zange ab; der Samen ist dem von *P. nigra* sehr ähnlich, 5—7 mm lang, auf beiden Seiten dunkelbraun und etwas marmoriert, oberseits glänzend und meist dunkler gefärbt; der Embryo trägt 8—11 Kotyledonen. Das Gewicht des Samens beträgt (ohne Flügel) 17—22 g. Die leeren Zapfen bleiben noch lange an den Bäumen hängen (30. **224**. 186).

Die Weymouthskiefer dient nach Teichert (a. a. O.) als Unterlage zur Veredelung für die übrigen 5nadeligen *Pinus*-Arten.

6. Gattung **Cupressus L.**

11. Cupressus sempervirens L. Cypresse. (Bearbeitet von Kirchner).

Der in den Gebirgen Nordpersiens und des östlichen Mittelmeergebietes einheimische Baum ist bereits seit dem Altertum in Italien eingeführt und jetzt auf der Südseite der Alpen auch in unserem Gebiet häufig angebaut, bisweilen eingebürgert. Er findet sich am Genfersee, im Kant. Tessin, in Südtirol, Istrien, Südkrain, ja an begünstigten Örtlichkeiten auch nördlich der Alpen noch in ungehinderter Entwickelung, so bringt er z. B. auf der Mainau im Bodensee keimfähige Samen hervor und gedeiht auch in Neuchatel, Romanshorn und bei Metz.

Die Cypresse gehört zu den immergrünen Sklerophyllen der Mediterranflora, deren trockenem Klima sie durch die Reduktion der Blattflächen angepasst erscheint. Ihr Fortkommen hängt von den im Winter eintretenden Minimal-Temperaturen ab, da sie zwar noch nicht bei — 7—9 ° C erfriert, wie Kerner (**95**) angibt, sondern durch diese Temperaturen nach G. Kraus[1]) so gut wie gar nicht

[1]) Sitzungsber. d. Naturf.-Gesellsch. Halle 1880.

beschädigt wird, aber doch bei — 12° C Schaden leidet, und nach den Beobachtungen von O. Penzig[1]) bei einer Minimaltemperatur von — 13,4° C erfriert. Die jungen Pflanzen sind gegen Kälte noch bedeutend empfindlicher als die erwachsenen.

Die Keimung der Samen erfolgt im zeitigen Frühjahr und geht im wesentlichen ebenso vor sich, wie bei den vorher genannten Nadelhölzern. Es sind am Keimling nur zwei gegenständige Kotyledonen von flacher nadelförmiger Gestalt vorhanden, welche auch bei der Keimung im Finstern eine dunkelgrüne Farbe bekommen (6). Sie sind ca. 15 mm lang, unterseits grasgrün und glänzend, auf der Oberseite matt und blaugrün, weil sie nur hier Spaltöffnungen tragen; ihre Epidermis ist nur schwach cuticularisiert, das Hypoderm wenig entwickelt; Harzgänge fehlen. Nach den Kotyledonen bringt die junge Pflanze wirtelig gestellte Primärblätter hervor, von denen die untersten ein gegenständiges, mit

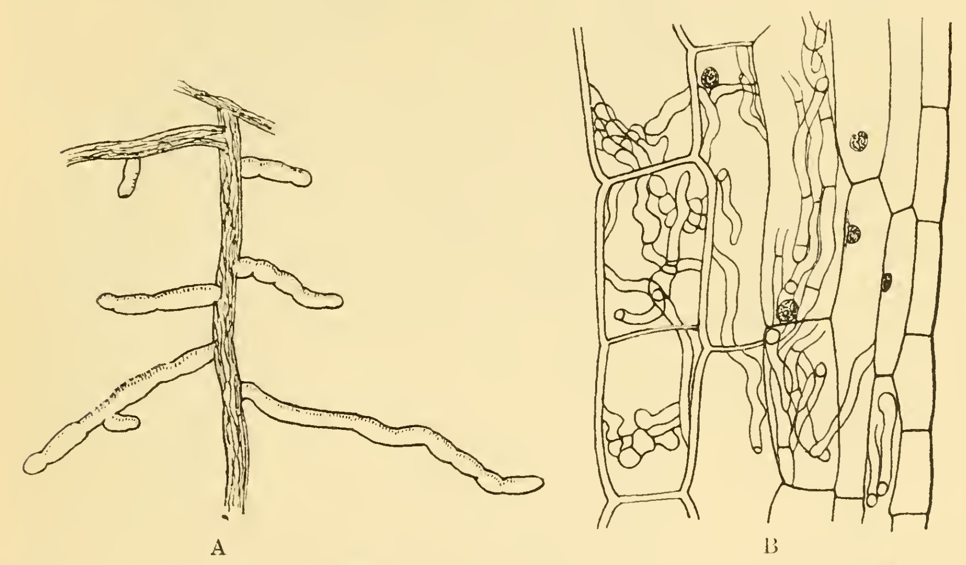


Fig. 138. *Cupressus sempervirens.* Mykorrhiza von einem jungen, an der Riviera (La Mortola) gewachsenen Exemplar.

A älteres Wurzelstück mit mehreren zu Mykorrhizen umgebildeten Seitenwurzeln; 6 : 1. B Längsschnitt durch die Epidermis und einen Teil des Rindengewebes der endotrophen Mykorrhiza mit dem Pilzmycel im Innern der Rindenzellen; 380 : 1. (Orig. K.)

den Kotyledonen abwechselndes Paar bilden; hierauf folgt eine Serie von 4gliedrigen Wirteln und nach ihnen dekussierte Paare von schuppenförmigen Folgeblättern. Die Primärblätter sind 7—8 mm lang, von nadelförmiger Gestalt, nicht mit der Achse verwachsen; bei ihnen befinden sich alle Spaltöffnungen auf der Blattunterseite, die Epidermis ist stärker cuticularisiert, das Hypoderm noch schwach entwickelt, und in jedem Blatt ist ein Harzgang vorhanden. Das Hypokotyl ist rot gefärbt (186, 14). Die Keimpflanze braucht zu ihrer Entwicklung einen gut gelockerten Boden, sonst geht sie wieder ein.[2])

Die bei der Keimung entwickelte Hauptwurzel bleibt auch später als Pfahlwurzel erhalten und produziert weit auslaufende Seitenwurzeln. Die Wurzeln sind nach Van Tieghem[3]) diarch, ohne Ausbildung von sekundärem Primärholz

[1]) Nach Botan. Jahresber. Bd. 8. Abt. 2. 1880. S. 341.

[2] v. Guttenberg in Centralblatt für d. ges. Forstwesen. Bd. 2. 1876. S. 419.

[3]) Bulletin de la Soc. Bot. de France. T. IX. 1887. p. 11 u. p. 101.

zwischen den beiden Holzplatten; die Seitenwurzeln werden in 4 Längsreihen an den Aussenseiten der Holz- und Bastteile angelegt. Die Bildung von Mykorrhizen wurde zuerst von v. Tubeuf beobachtet und als endotroph erkannt (79). Über die näheren Bedingungen dafür ist nichts bekannt, doch dürfte nach meinen Beobachtungen auch hier die Verpilzung der Wurzeln fakultativ sein, da sie an den in Hohenheim im Gewächshause aus Samen gezogenen Pflanzen durchaus fehlte, dagegen bei Pflanzen, die an der Riviera im Freien gewachsen waren, sich an allen Exemplaren vorfand. Die nicht verpilzten jungen Wurzeln sind schlank, an der Spitze weiss, darüber lebhaft braun gefärbt, weil hier die äusseren Rindenzellen sich bräunen und sich frühzeitig in unregelmässigen Längsfasern abschülfern; Wurzelhaare fehlen durchaus. Die Mykorrhizen (Fig. 138) sind verkürzt, sehr brüchig, braunrot gefärbt, in kurzen Zwischenräumen mit Einschnürungen versehen, an denen ein verkorktes Gewebe innen bis gegen das Gefässbündel eindringt; an der Oberfläche sind gar keine Pilzzellen zu bemerken, in den Zellen des Rindengewebes, besonders in den tieferen Lagen desselben, finden sie sich reichlich vor (Fig. 138 B). (K).

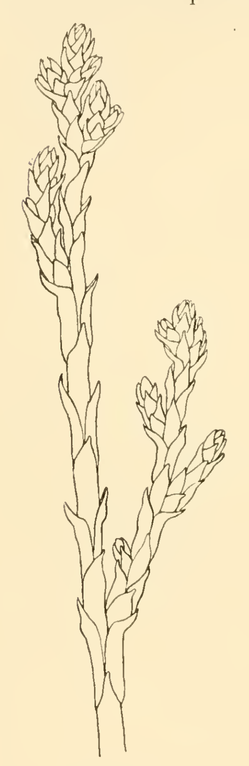


Fig. 139.
Cupressus sempervirens.
Lang- und Kurzzweige mit Blättern und Knospen, von einer jungen Pflanze. 3 : 1. (Orig. K.)

Das Wachstum der Cypresse ist in der Jugend und auch später langsam; 6 Jahre alte, an der Riviera im Freien gewachsene Pflanzen hatten eine Höhe von 30—40 cm erreicht. Die Entwickelung der Hauptachse bleibt immer überwiegend, sodass sich ein monokormischer Baum ausbildet; bei der bekanntesten Form (var. *pyramidalis* Nym.) bleibt die tief angesetzte Krone schmal und spitz kegelförmig, weil die Seitenzweige in der Nähe des Stammes aufrecht in die Höhe wachsen, bei der var. *horizontalis* Gordon stehen die Äste horizontal ab und die Krone wird demnach breit kegelförmig. Unter den Zweigen kann man Langtriebe und Kurztriebe unterscheiden, von denen die ersteren bedeutend längere Internodien aufweisen (Fig. 139). Beschuppte Knospen werden nicht gebildet.

Die an den einjährigen Zweigen stehenden Folgeblätter haben in Anpassung an die erforderliche Transpirationsverminderung die Form schmaler, zum grössten Teil mit den Zweigen verwachsener, oben etwas von ihm abstehender Schuppen angenommen. Sie stehen in dekussierten Paaren und überziehen die Aussenfläche der einjährigen Achsenteile vollständig; an den Langtrieben ist ihr mit dem Zweige verwachsener Teil viel länger als an den Kurztrieben (Fig. 139), und besonders an älteren Exemplaren rücken die freien Teile der Kurztriebblätter so nahe zusammen, dass sie sich fast dachziegelig decken. Auf der Epidermis der Blätter finden sich mit Wachskörnchen verstopfte Spaltöffnungen, die nicht in Längsreihen angeordnet sind, auf der inneren oberen Seite und ausserdem auf der Blattunterseite am Grunde, soweit dieser von den tiefer stehenden Blättern bedeckt ist (31). Die kräftig gebaute Epidermis ist teilweise durch ein aus dickwandigen Sklerenchymfasern bestehendes Hypoderm verstärkt, welches in den am Zweig herablaufenden Teilen des Blattes die beiden Ränder und die Mitte des Blattrückens einnimmt, in den freien Blattenden die ganze Unterseite ununterbrochen umzieht. (Fig. 140, 141). Das aus Palissadenzellen gebildete

Fig. 140. *Cupressus sempervirens.*
Querschnitt durch den unteren, mit dem Zweig verwachsenen Teil eines Blattes. Unter der hier und da mit Spaltöffnungen versehenen Epidermis liegt ein fast ununterbrochenes, einschichtiges Hypoderm, an welches sich ein palissadenförmiges Assimilationsgewebe anschliesst; unter der Kante ein Harzkanal, in der Mitte ein markartiges Gewebe aus grossen farblosen Zellen. 110 : 1. (Orig. Dr. W. Lang.)

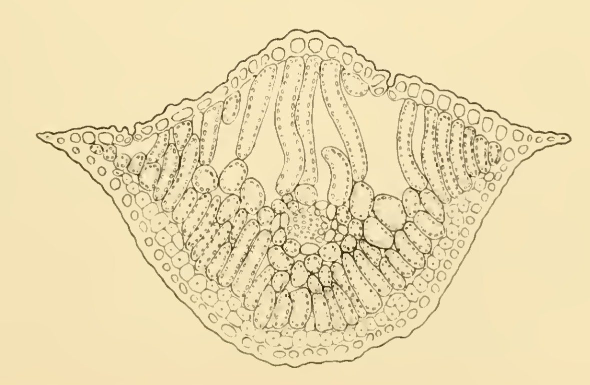
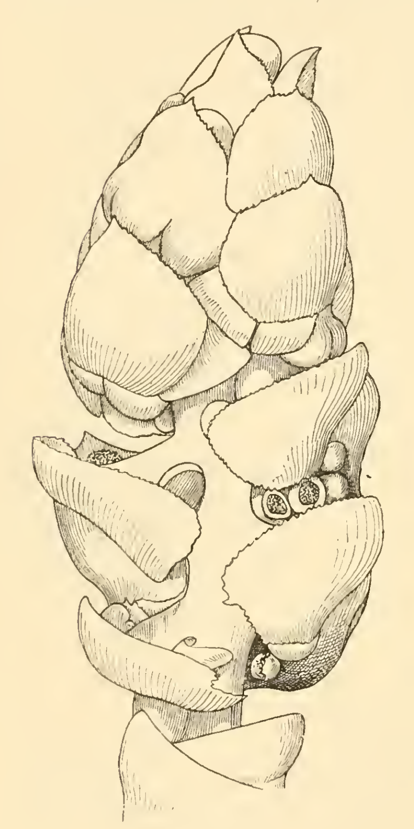


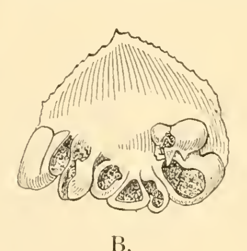
Fig. 141.
Cupressus sempervirens.
Querschnitt durch den oberen, freien Teil eines Blattes. Die Epidermis der inneren (oberen) Seite enthält Spaltöffnungen, unter der Epidermis der Unterseite eine Hypodermschicht; im palissadenförmigen Assimilationsgewebe das Gefässbündel. 110 : 1. (Orig. Dr. W. Lang.)

Assimilationsgewebe nimmt die nach aussen gewendete, also untere Blattseite ein; an den freien Blattenden ist ein solches auch auf der Blattoberseite vorhanden und besteht aus grossen, schlauchförmigen Zellen, die mit ihrer Längsachse senkrecht zur Blattoberfläche orientiert sind. Das Zuleitungsgewebe besteht aus chlorophyllarmen, radial angeordneten, zwischen sich grosse Intercellularräume lassenden Zellen. In der Mitte des Blattrückens liegt ein weiter Harzkanal, der vom angewachsenen Blattgrunde aus bis in den unteren Teil des freien Endes reicht, von einer Scheide wenig verdickter Zellen umgeben ist und, das Hypoderm unterbrechend, unmittelbar an die Epidermis angrenzt (K). Das Transfusionsgewebe liegt nach P. Klemm[1], am Ende des Gefässbündels ansetzend, anfänglich demselben zu beiden Seiten an, entfernt sich aber weiter abwärts bald von ihm, seine beiden Partien treten dann hinter das Gefässbündel und vereinigen sich mit einander. Im zweiten Lebensjahr der Zweige sterben die Blätter infolge der inneren Peridermbildung ab, bräunen sich und werden im nächstfolgenden Jahre abgeworfen (K).

Am Ende der ersten Vegetationsperiode oder im zweiten Jahr entwickelt sich in einer dem Baste genäherten Zone des Zweiges das Periderm und nach dem Abstossen der Blätter ist die Aussenseite der Zweige glatt, von Plattenkork bedeckt und braun gefärbt; unterhalb dieses Peridermes ist an jungen Zweigen noch eine 4—6 Zellen dicke Schicht von chlorophyllführenden Zellen vorhanden, auf die der Bast folgt. Auch im Alter bleibt die Borke dünn (53). Sie ist aussen längsrissig, graubraun, inwendig von hellbrauner Farbe (224).



A.



B.

Fig. 142. *Cupressus sempervirens.*
A Männliche Blüte mit teilweise geöffneten Pollensäcken an den Staubblättern; B ein Staubblatt von der Innenseite gesehen, mit geöffneten Pollensäcken. 15 : 1. (Orig. K.)

Das Holz der Cypresse ist sehr fest und hart, gelbrot gefärbt mit braunem Kern, sein spez. Gewicht beträgt frisch 0,75, im trockenen Zustande 0,62 (nach von Guttenberg a. a. O.). Es hat undeutliche Jahresringe, weil die Wände der Tracheïden des Frühlingsholzes fast ebenso dick sind, wie die des Herbstholzes (K).

Das Wachstum des Baumes bleibt immer ein langsames; die einzige nähere Angabe über das Dickenwachstum des Stammes bezieht sich auf die von Michelangelo in der Chartreuse gepflanzte Cypresse, welche i. J. 1817 einen Umfang von 4,23 m hatte (42). Dies würde einem durchschnittlichen jährlichen Dickenzuwachs von 4,66 mm entsprechen. Der Baum soll ein Alter von 3000 Jahren erreichen[2], bis 52 m hoch und 3,2 m dick werden (95).

[1] Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik. Bd. 17. 1886. S. 502.

[2] P. Seehaus in Mitt. d. deutschen dendrologischen Gesellschaft. 1896. S. 88.

Die Cypressen werden schon in frühem Alter blühbar: in Hohenheim erzogene Exemplare blühten in ihrem 6. Lebensjahr zum erstenmal. Sie sind einhäusig, männliche und weibliche Blüten stehen in unmittelbarer Nachbarschaft, die ersteren gewöhnlich in sehr überwiegender Anzahl an den Enden vorjähriger Triebe, und kommen im Februar oder März (auf der Mainau gegen Mitte Mai) zur Entwickelung. Die gelben männlichen Blüten (Fig. 142 A) haben die Form

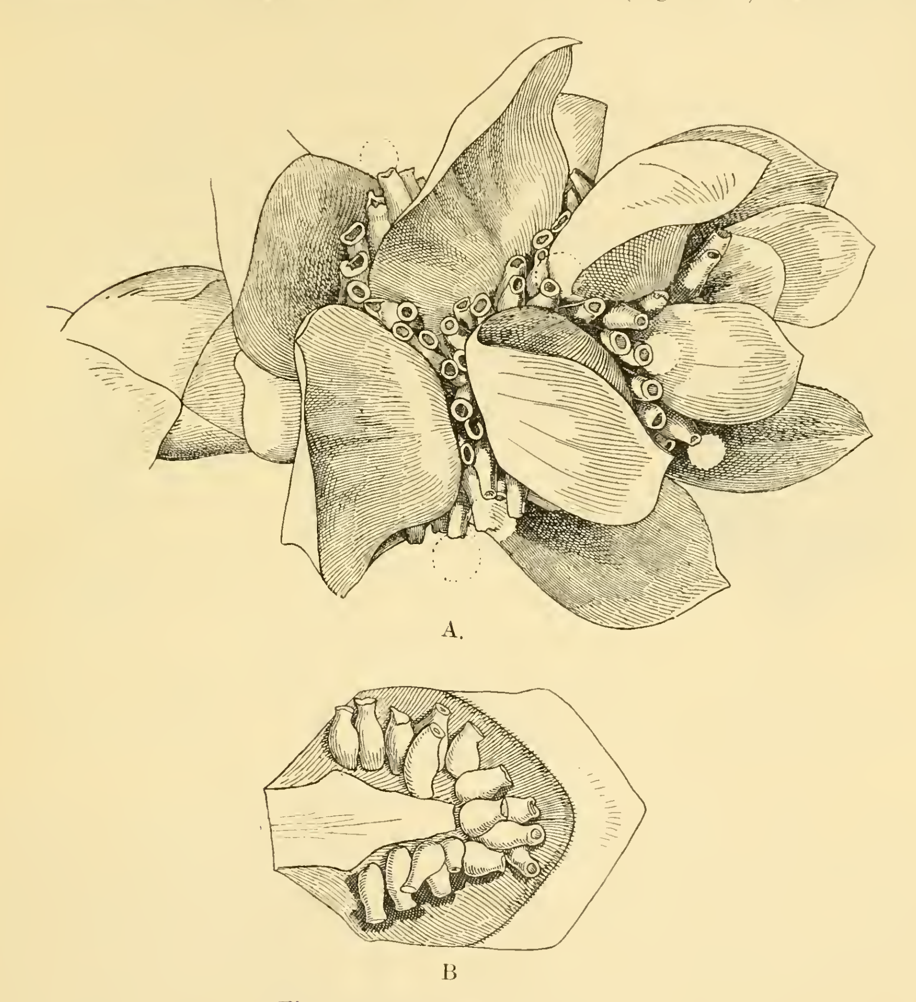


Fig. 143. *Cupressus sempervirens.*
A Weibliche Blüte; zwischen den Zapfenschuppen ragen die teilweise den Mikropylentropfen tragenden Samenanlagen hervor. B Zapfenschuppe mit den Samenanlagen, von der inneren Seite gesehen. 15 : 1. (Orig. K.)

länglicher Kätzchen, sind aufgerichtet und bestehen aus ca. 10 Paaren gekreuzt gestellter Staubblätter von schuppig-schildförmiger Gestalt, welche an ihrem nach innen und unten gewendeten Grunde die Pollensäcke, meistens 4, doch auch mehr tragen (Fig. 142 B). Diese entlassen den gelblichen mehligen Pollen durch Längsrisse, welche sich zu rundlichen Löchern erweitern; das Freiwerden des Pollens erfolgt nach Kerner (95) nur bei trockener Luft, während bei feuchter Witterung die Staubblätter sich so dicht aneinander legen, dass der Pollen zwischen ihnen eingeschlossen und vor Nässe geschützt bleibt. Die Pollenkörner sind

kugelig, ohne blasenförmige Anhänge, sie besitzen eine stark quellbare Intine, welche bei Benetzung die Exine zerreisst und in der Regel abwirft (K).

Die weiblichen Blüten (Fig. 143 A) sind von bräunlich-grüner Farbe und stellen kleine rundliche Zäpfchen von 5—6 mm Durchmesser dar; sie bestehen aus 3—7, meist 4 oder 5 Paaren gekreuzter Fruchtschuppen, die in ihrer basalen Hälfte dick fleischig, in der oberen Partie in einen dünnen spitzen Rand ausgezogen sind und an ihrem Grunde je eine grosse Anzahl von Samenanlagen tragen (Fig. 143 B). Diese haben das Aussehen einer kurzhalsigen Flasche, ihre in eine kurze, mit unregelmässiger Mündung versehene Röhre ausgezogene Mikropyle sondert, was auch bei dieser Pflanze bereits Vaucher (187) beobachtet hat, zur Zeit der Geschlechtsreife ein klares Flüssigkeitströpfchen aus, welches dazu dient, den vom Winde herbeigewehten Pollen festzuhalten. Den Fruchtschuppen kommt, da die Mikropylen frei an ihrem Grunde hervorragen, keine ersichtliche Funktion bei der Zuleitung des Pollens zu den Samenanlagen zu; Strasburger (73) meint zwar, dass sie doch nicht wenig dazu helfen, denn wenn auch keine Vorrichtung dazu getroffen sei, um den Pollen speziell einer jeden Samenanlage zuzuleiten, so werde doch durch die Stellung der Schuppen im allgemeinen eine Massenzuleitung be-



Fig. 144. *Cupressus sempervirens.* Reifer Zapfen, 1 : 1. (Orig. T. Hool.)

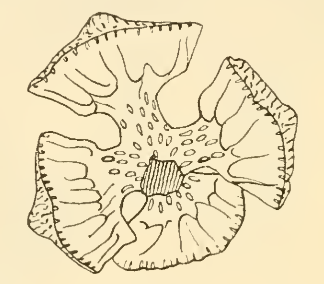


Fig. 145. *Cupressus sempervirens.* Zwei Paare von Zapfenschuppen, auf deren unterem verdünntem Teil man die Ansatzstellen der abgefallenen Samen sieht. 1 : 1. (Orig. K.)

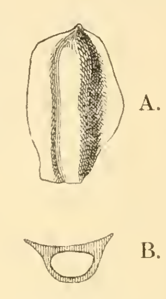


Fig. 146. *Cupressus sempervirens.* Samen, A von aussen, B im Querschnitt. 5 : 1. (Orig. K.)

wirkt. Allein dabei wird übersehen, dass die weiblichen Blüten in der Regel nicht aufrecht stehen, sondern eine schräg nach unten geneigte Lage einnehmen; hierauf weist Delpino (32) hin, der sich auch für *Cupressus* später die Vorstellung bildete, dass die von den Mikropylentröpfchen aufgefangenen Pollenkörner infolge ihres geringen spezifischen Gewichtes in die Höhe stiegen und hierbei in die Mikropyle eindrängen.[1]) Man findet aber, dass die einzelnen Samenanlagen an jeder weiblichen Blüte so verschiedene Stellungen haben, dass der von Delpino angenommene Vorgang höchstens ausnahmsweise stattfinden könnte, dagegen ganz allgemein die Tröpfchen und mit ihnen die darin schwebenden Pollenkörner sehr bald von der Mikropyle aufgesaugt werden (K).

Nach der Bestäubung wächst der auf der Oberseite der Schuppen befindliche Wulst in einer solchen Weise, dass dadurch eine Krümmung der Schuppenspitze nach auswärts und abwärts bewirkt wird; bedeutend stärker wächst der Wulst der Schuppenunterseite und schliesslich erfolgt beiderseits ein solches Wachstum nach allen Richtungen, dass die Schuppen sich gegenseitig in ihrer Entwickelung hemmen und sich so aneinander legen, dass sie die Gestalt eines von aussen gesehen 5- oder 6eckigen Schildes annehmen, in dessen Mitte man

[1]) Note ed osservazioni botaniche. Decuria seconda. Malpighia IV. 1890. p. 4.

die ursprüngliche Schuppenspitze noch als einen Buckel erkennen kann.[1]) Schon frühzeitig wird ein dichter Verschluss der sich aufeinanderlegenden Schuppen dadurch hergestellt, dass die benachbarten Schuppenränder dickwandige, ineinander greifende Papillen entwickeln (79). Der Zapfen (Fig. 144) ist erst grün, verholzt aber später und färbt sich durch Ausbildung eines ca. 10 Zellschichten dicken Korkgewebes braun; er behält bis zur Reife seine nach unten geneigte Stellung bei. Seine 3—7 Paare von Schuppen zeigen eine unregelmässig verkehrt-kegelförmige Gestalt (Fig. 145) und endigen in 5—6eckige Schilder, deren Oberfläche etwas gewölbt und gerunzelt ist; sie bilden mit einander die Aussenfläche des kugeligen oder eiförmigen, 3—4 cm langen Zapfens. Auf ihrem dünnen, stielartigen unteren Teil tragen die Schuppen zahlreiche (8 bis über 20) dicht gedrängte Samen von glänzend rotbrauner Farbe. 4—6 mm Länge und kantiger, zusammengedrückter Gestalt (Fig. 146). deren Samenschale sehr hart ist und als seitliche Anhänge schmale flügelartige Verbreiterungen trägt, welche wohl geeignet sein mögen. den anemochoren Transport der Samen zu erleichtern, aber ein eigentliches Flugorgan nicht darstellen; man wird die Samen dem Typus der Scheibendrehflieger zurechnen dürfen. Der Embryo des Samens ist farblos und trägt 2 Kotyledonen. das Nährgewebe enthält fettes Öl nebst Aleuronkörnern. Die Zapfen reifen im Winter des ersten Jahres oder im darauffolgenden zeitigen Frühjahr, öffnen sich aber erst im nächsten Herbst, indem die austrocknenden Schuppen seitlich auseinander weichen und aus den Ritzen die Samen ausfallen lassen. die beim Abfallen weisse, nabelartige Flecken auf den Schuppen zurücklassen. Da die Samen ungefähr in gleicher Anzahl sich ausbilden, in welcher die Samenanlagen auf den Fruchtschuppen auftreten, so scheint immer eine ausreichende Bestäubung einzutreten und auch von voller Fruchtbarkeit begleitet zu sein. Indessen besitzt die Gattung *Cupressus* nach Gärtner (51) Fruchtungsvermögen. und so bliebe noch festzustellen, ob sich unter den zahlreichen Samen eines Zapfens vielleicht viele taube befinden.

7. Gattung **Juniperus L.**

12. **Juniperus communis L. Gemeiner Wacholder.**

(Bearbeitet von Schröter und Kirchner).

Der gemeine Wacholder ist ein immergrüner. mykotropher und oligotropher, xerophytisch angepasster Strauch oder Baum. Seine Genügsamkeit und seine hohe Anpassungsfähigkeit an Temperaturextreme machen ihn zum verbreitetsten Nadelholz der Erde. sowohl in horizontaler wie in vertikaler Richtung: mit seiner alpinen und arktischen Abart, dem Zwerg-Wacholder, ist er in Nordafrika, dem ganzen Eurasien und nördlichen Nordamerika bis weit in die Arktis und bis zur äussersten Grenze des Holzwuchses im Gebirge, bis 3570 m[2]) verbreitet.

Für die Betrachtung der ökologischen Verhältnisse empfiehlt es sich. die beiden Hauptformen auseinanderzuhalten. in welche die Art zerfällt.

---

[1]) A. Kramer. Beiträge z. Kenntn. d. Entwickelungsgeschichte und des anatomischen Baues der Fruchtblätter der Cupressineen und der Placenten der Abietineen. Dissert. Leipzig 1885.

[2]) An der „Nase“, einem Felskamm, welcher aus dem Lyssgletscher im Monterosagebiet vorragt. von den Gebr. Schlagintweit konstatiert. Vergl. Schlagintweit. A. u. W. Neue Untersuchungen in der physikalischen Geographie und Geologie der Alpen. Leipzig 1854. S. 229.

A. *Juniperus communis* L. var. *typica* Kihlman.

Echter gemeiner Wacholder.

Er ist eine lichtliebende Holzart. zieht offene Stellen vor. findet sich aber auch häufig als Unterholz, besonders in lichten Kiefer- und Birkenwäldern, seltener im Buchen-, Fichten- und Tannenwald. Seine Bodenansprüche sind sehr gering. er gehört mit andern Bewohnern der Heide zu den oligotrophen Pflanzen und gedeiht auf dem mineralarmen Hochmoor wie auf humusfreien Sanden. Er unterscheidet sich aber (mit *Sarothamnus*) dadurch wesentlich von den andern Heidepflanzen. dass er gegen bessere Ernährung sich nicht ablehnend verhält und bei grösserer Nährstoffzufuhr nicht zu Grunde geht. sondern im Gegenteil für nährstoffreicheren Boden dankbar ist. Auf der Calluna-Heide Norddeutschlands kommt der Wacholder gewöhnlich in Strauchform vor, wird aber baumförmig. wenn die Wurzel zufällig durch die Öffnung eines Ortsteintopfes in den besseren, unter dem Ortstein liegenden Boden gelangt ist [1]). Man könnte ihn also als fakultativ oligotroph bezeichnen.

Gegen die geologische Unterlage ist er vollkommen indifferent. Sein häufiges Vorkommen auf Hochmooren trug ihm die Bezeichnung einer kalkfeindlichen Pflanze ein, doch findet er sich in gutem Gedeihen auf sandigem und moorigem Kalkboden der livländischen Insel Moon ungeheure Flächen bedeckend (**224**), auf Silurboden im südlichen Norwegen (**205**). auf Muschelkalk. Buntsandstein, Schiefertonen und granitischen Kiesen in der Hercynia (Drude). Gegen Temperatureinflüsse ist die Pflanze wenig empfindlich; die mittleren Jahrestemperaturen ihres Areals schwanken etwa zwischen 16° C (an ihrer Südgrenze bei 35° n. Br.) und ca. —2° C (an ihrer Nordgrenze); an der oberen Grenze bei Zermatt beträgt die mittlere Jahrestemperatur +3° C, die Julitemperatur 12.5° C. Immerhin scheint ihr ein kalter trockner Ostwind im Frühjahr gefährlich zu werden. So hatte der Wacholder in den östlichen Küstengegenden der nordkurischen Halbinsel durch die anhaltenden eisig kalten Ostwinde des Frühjahrs 1871 sehr bedeutend gelitten. viele Sträucher und Bäume waren gänzlich erfroren und fast kein einziger ohne vom Frost getötete Zweige und Äste (**224**). Auch sein Feuchtigkeitsbedürfnis schwankt in weiten Grenzen. Im ganzen liebt er trockne sonnige Standorte (vgl. weiter unten bei „Formationen"). wächst auf dem dürrsten Flugsand der Dünen und auf den sonnenverbranntesten Klippen, bildet am Rande der ungarischen Steppe eine an die Maquis des Mittelmeergebietes erinnernde Formation, ist ein Charakterbestandteil der xerophilrupestren Flora des Kaukasus, der sonnigen trocknen pontischen Hügel Mitteldeutschlands und der „Garides" des Rhonetales und des Jura [2]). und ziert die Kalkfelsen des Südhanges der Curfirsten. Andrerseits aber gedeiht er vortrefflich in einem an atmosphärischen Niederschlägen und Nebeln reichen Klima auf sandig-humosem, frischem Boden im nördlichen Kurland. zeigt in Skandinavien ein besonders üppiges Wachstum in hohen Baumformen und bewohnt als Unterholz die feuchten Wälder des pontischen Strandgebietes. Auch das schwanke Hochmoor mit seinen vollgesogenen *Sphagnum*-Schwämmen meidet er nicht, in diesem Punkt den echten Heidepflanzen (*Calluna, Empetrum* u. s. w.) analog.

Die geographische Verbreitung von *Juniperus communis* ist folgende: Seine Südgrenze liegt im Mediterrangebiet; in Portugal. Spanien, Sizilien. Griechenland (Thessalien. Olymp, Pelion. Parnass. Peloponnes, Taygetus, Kyllene) und den Balkanländern ist er meist ein Baum der montanen Region, in Italien jedoch auch zur

[1]) Graebner, P. Die Heide Norddeutschlands. Leipzig 1901. S. 207 f.

[2]) Chodat. R. Les dunes lacustres de Sciez et les Garides. Ber. d. Schweiz. bot. Gesellsch. Heft 12. 1902. S. 15.

Meeresküste herabsteigend; er findet sich weiter im Kaukasus, Talysch — hier mit *J. sabina* und *Taxus* die einzige Conifere[1]) — Persien (nach Boissier und Buhse), Afghanistan (Aitchison) und Himalaya (Brandis), Tianschan (Przewalski), ferner ostwärts in Kamtschatka und Japan (?). Seine Nordwestgrenze geht von Spanien über Frankreich, Grossbritannien, Island nach Skandinavien; die Nordgrenze ist schwer festzustellen, da er im Norden, wie Parlatore[2]) und Kihlmann (96) angeben, noch viel zahlreichere Übergänge zum Zwergwacholder zeigt, als in den Alpen. Nach Schübeler (168) kommt er bis zum Nordkap vor, ferner in Enare-Lappland und im ganzen Russisch Lappland nebst der Halbinsel Kola, und ist in Finland weit verbreitet[3]). Die Nordgrenze in Sibirien lässt sich gegen *Juniperus nana* bis jetzt nicht abgrenzen. In Nordamerika ist er von Britisch Columbia bis New-Foundland und Nova Scotia, südlich bis New-Jersey, Pennsylvanien, Michigan, westl. Nebraska und im Felsengebirge bis Neu-Mexico verbreitet[4]). Innerhalb dieses enorm weiten, beinahe das ganze gemässigte und subarktische Eurasien umfassenden Verbreitungsbezirkes fehlt aber der Wacholder oft auf weiten Strecken, welche dieselben Bedingungen darbieten, wie die Nachbargebiete, in denen er vorkommt; so z. B. im östlichen Russland und in den angrenzenden Gegenden des Gouv. Witebsk (224), ferner im mittleren Russland auf dem ganzen Schwarzerdegebiet (Tschernosjom); überhaupt scheint der Wacholder, wie die Fichte, spontan auf dem Tschernosjom nicht vorzukommen, seine lokale Südgrenze in Russland fällt mit der Nordgrenze der Schwarzerde zusammen (Köppen a. a. O.[5]).

Die Höhengrenzen des gemeinen Wacholders, vielfach zusammenfallend mit der Zone, wo er nach oben mit Übergängen durch den Zwergwacholder abgelöst wird, sind folgende (meist nach 224): Südliches Norwegen 1255 m, Stift Bergen 443 m, Enare-Lappland auf dem Berg Rastekorria unter 70° n. Br. 226 m, Bayerischer Wald 1126 m, Bayerische Alpen 1497 m, Glarner Alpen 960 m, Wallis 1800 m, Apennin 1623 m, Spanische Pyrenäen 974—1623 m, Guadarramagebirge bei Madrid 1136—1948 m, Sierra Nevada 2118—2598 m, Illyrische Länder im Mittel 1400 m, Macedonien und Thracien 1494—1689 m, Athos und Hämos 1689—1948 m, Kaukasus 2480 m.

Mancherorts ist der Wacholder die tonangebende Pflanze einer nach ihm benannten Pflanzenformation.

I. Die berühmteste „Wacholderformation" ist die von Kerner (91) so trefflich geschilderte Gesträuchvegetation auf der Landhöhe im ungarischen Tiefland zwischen Donau und Theiss, von Jazygien südwärts bis zum Bácser Kanal (vgl. Fig. 147). „Als vorherschender Bestandteil dieser Formation erscheint der Wacholder. Mit unglaublicher Üppigkeit wuchern die Gebüsche dieses Nadelholzes dort auf dem weissen lockern Sand; die einzelnen Stämme erreichen in der Regel die Höhe einer Klafter (= 1,89 m), und zahlreiche fast baumartige Sträucher wachsen selbst bis über anderthalb Klafter empor. Die einzelnen Büsche stehen bald isoliert, bald erscheinen sie heckenförmig aneinander gereiht, bald wieder bilden sie in dichtgeschlossener Massenvegetation undurchdringliche Dickichte, in welche sich

[1]) Radde, G. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern. Leipzig 1899. S. 207.

[2]) De Candolle, Prodromus. Vol. 16. 1868. p. 480.

[3]) Köppen, Geographische Verbreitung der Holzgewächse Russlands. St. Petersburg 1889. II. S. 397.

[4]) Britton, N. and Brown, A. Illustrated Flora of the Northern United States, Canada and the British Possessions. New-York 1896—98. Vol. I. p. 59.

[5]) Eine scheinbare Ausnahme bildet ein inselartiges Vorkommen im Gouv. Charkow wo er mit einer Anzahl von Glazialrelikten (*Vaccinium vitis idaea, Linnaea borealis*) sich findet; doch soll nach Köppen dieses Gebiet nicht von Schwarzerde bedeckt sein.

als untergeordnete Bestandteile Sauerdorn und Liguster, Hasel- und Geiskleesträucher, Zwergmandel und Zwergweichsel, Weissdorn und Rosenhecken, seltener auch einzeln stehende weissstämmige Birken und Eschen einmengen. Eine üppige Moosvegetation bedeckt den weissen Sandboden. . . . aus welchem schattenliebende Maiblumen, Goldruten und Wachtelweizen emporspriessen." Der Verfasser hebt weiter die auffallende Ähnlichkeit dieser Formation mit den Knieholzwäldern der Alpen hervor und betont die Tatsache, dass *Juniperus* hier das einzige Nadelholz



Fig. 147. *Juniperus communis.*
Wacholder-Bestände auf der Donauinsel Czepel bei Budapest. (Orig. nach einer frdl. mitget. Aufnahme von Dr. A. v. Degen, Budapest.)

ist. Die Formationsliste dieses Juniperetums ist folgende. 1. unterste Schicht: Gefilz aus *Cladonia furcata*, *Thuidium abietinum*, *Camptothecium lutescens*, *Hypnum cupressiforme*, *Brachythecium salebrosum*, *Eurhynchium piliferum*, *Barbula ruralis*, *B. gracilis*, *Pylaisia polyantha.* — 2. Schicht: Geblätt aus *Convallaria majalis*, *Polygonatum latifolium*, *P. multiflorum.* — 3. Schicht: Gesträuch aus *Juniperus communis*, *Berberis vulgaris*, *Cytisus biflorus*, *C. austriacus*, *Crataegus oxyacantha*, *Rosa canina*, *Prunus chamaecerasus*, *Amygdalus nana*, *Ligustrum vulgare*, *Rhamnus*

cathartica, mit eingewirktem Gestäude und Gehälm aus *Astragalus virgatus, A. onobrychis, Tragopogon floccosus, Peucedanum arenarium, Gypsophila paniculata, Verbascum orientale, Linum hirsutum, Artemisia campestris, Stupa capillata.* — 4. Schicht (oft fehlend!), einzeln stehende Bäume: *Betula alba, Populus tremula.*

II. Die „Wacholderheide" der baltischen Provinzen. In der Physiognomie der Landschaft in den baltischen Provinzen, besonders in Kurland, dem nordwestlichen Livland, in Esthland und auf den grossen Inseln Oesel, Dagö und Moon spielt der Wacholder eine hervorragende Rolle. Ungeheure Flächen sandigen und moorigen Kalkbodens der letztgenannten Insel wie auch des benachbarten Esthland sind fast ausschliesslich mit zerstreuten Büschen von *Juniperus communis* var. *prostrata* Willk. bedeckt, sodass man sich auf die knieholzbedeckten Kämme des Riesengebirges versetzt glauben kann (224).

III. Eine „subalpine Wacholderzone", das Krummholz ersetzend, bildet *Juniperus communis* auf dem Sar dag in Albanien oberhalb des Buchengürtels bis zum Gipfel des Ljubitru (Beck, a. a. O. S. 372).

IV. Die „Wacholderfacies" ist eine Variante des weitverbreiteten Buschwaldes (*Corylus*-Formation) der illyrischen Länder, einer Vegetation, die aus dem Buchen- und Eichenwald durch Abholzen und Beweiden entstanden ist. Hauptsächlich auf den Gesteinen der Neogen- und Eocänformation im nördlichen Bosnien schwingt sich der im Buschwald wohl nie fehlende Wacholder zu fast reinen Beständen auf. Bald ist es ein mannshoher Zwergwald, in welchem die Pyramidenform des Wacholders zum Ausdruck kommt, bald sind es nur monotone, als Viehweide benutzte und daher vegetationsarme, kniehohe Dickichte, die der Wacholder bildet, oft mit *Calluna* oder *Pteridium aquilinum*, oder noch mit einigen Dornsträuchern (*Prunus spinosa, Crataegus monogyna*) vergesellschaftet (Beck, a. a. O. S. 242).

Als mehr oder minder wichtige Begleitpflanze tritt der Wacholder in verschiedenen Formationen auf. So dominiert er im Unterholz der „Kiefernheiden mit Vorherrschen von *Juniperus communis*" (Graebner, a. a. O. S. 237). „Einen eigenartig melancholischen Eindruck machen die an sich schon dichteren Kieferwälder, in denen sich die meist säulenförmig gewachsenen Wacholder erheben. Das Ganze erinnert an einen italienischen Kirchhof im Kleinen mit seinen zahlreichen Cypressen. Am meisten entwickelt ist bei uns dieser Bestand auf Talsand, hin und wieder auch auf Dünensanden oder auf welligem sandigen Diluvialboden, ja selbst die Kalkböden meidet *Juniperus* nicht ganz." Der Unterwuchs besteht neben *Juniperus* aus *Calluna*, Preissel- und Heidelbeere, ferner *Deschampsia flexuosa, Festuca ovina, Carex pilulifera, Spergula vernalis, Teesdalea nudicaulis, Fragaria vesca, Genista pilosa, Pirola minor, P. secunda* und *Campanula rotundifolia; Hypnum Schreberi* dominiert unter den Moosen. — Auch sonst ist *Juniperus* in Kieferwäldern häufig, so z. B. im Wallis, am Südfuss der Rigi-Hochfluh, im Föhrenwald von Villards am Jafferan in den grajischen Alpen (R. Keller a. a. O.); die Schwarzkieferbestände Österreichs und der Balkanländer zählen ihn zu den konstanten Bestandteilen ihres Unterholzes, ebenso die Wälder von *Pinus peuce* am Peristeri in Macedonien, wo von unten nach oben *Juniperus oxycedrus*, dann *J. communis* (1494—1689 m) und endlich *J. nana* einander ablösen. Auch im Fichten- und Tannenwald der illyrischen Länder fehlt er nicht im Unterwuchs. Von Laubwäldern beherbergt ihn der Kleinpappelwald auf feinsandigem Dünenterrain auf der Donauinsel Csepel (in der var. *Weckii* Graebn.), der Buchen-Strandwald in Westpreussen (Graebner, a. a. O. S. 271), die illyrischen Ufergehölze von Weiden und Erlen; im Eichenwald findet er sich besonders an sandigen Stellen: am Velebit in Südkroatien bewohnt er die Bestände von *Quercus cerris* und *Qu. sessiliflora, Ostrya* und *Fagus*, im slavonischen und bosnischen Eichenwald tritt er als Unterholz auf, ebenso im Karstwald; auch die „Kratts" der nordschleswigschen Heide, die nach Knuth Reste von Eichenwäldern sind, weisen

viel Wacholder auf[1]). Häufig bewohnt er die präalpinen Mischwälder und begleitet stets den Buschwald oder die bebuschte Viehweide der südeuropäischen Länder im Balkangebiet wie in der Südschweiz und anderwärts, fehlt auch in den analogen „pannonischen Buschgehölzen" am Ostabfall der Alpen Steiermarks und Niederösterreichs nicht[2]). Besonders aber liebt der stachelige Geselle die „Heiden" im weitesten Sinne des Wortes. Dieser allgemeine Begriff umfasst zwei getrennte Formationen: einmal die Vegetation sonniger, felsiger oder sonst steiniger Hänge mit wenig Humus, Pflanzen mit xerophytischen Anpassungen und von südlicher oder östlicher Herkunft: hierher die „Garides" von Chodat (a. a. O.), die von der Rhonemündung bis in den Jura sich verfolgen lassen, die „Steppenheide" Gradmanns[3]), die „Felsenheide" des Wallis bei Christ (**19**) und diejenige am Bielersee bei Baumberger[4]), die trocknen Hügelformationen und „pontischen Hügel" Drude's und die trocknen Fels- und Geröllformationen Engler's (a. a. O.). Die zweite, nördlichere „Heide" wird durch die baltischen *Ericaceen*-Heiden Warming's (**205**) in Norddeutschland gebildet, wie sie Graebner (a. a. O.) eingehend schildert. Hier findet man den Wacholder auf allen Facies als konstante Begleitpflanze: auf dem nassen Moosmoor, auf der typischen *Calluna*-Heide, auf der *Tetralix*-Heide, der *Empetrum*-Heide, der *Sarothamnus*-Heide, der Grasheide, der Kiefernheide, der Laubwaldheide mit Birken und Eschen bis zu den magersten, dürrsten und sandigsten Endgliedern, der *Weingaertneria*-Heide, und auf dem heidekrautlosen Sandfeld. Als *Calluna*-Begleiter tritt der Wacholder auch im „*Calluna*-Typus" der Wälder der schwäbischen Alb (Gradmann, a. a. O. S. 41) und auf den tessinischen Buschweiden mit *Sarothamnus*, *Nardus* und *Pteridium aquilinum*[5]) auf.

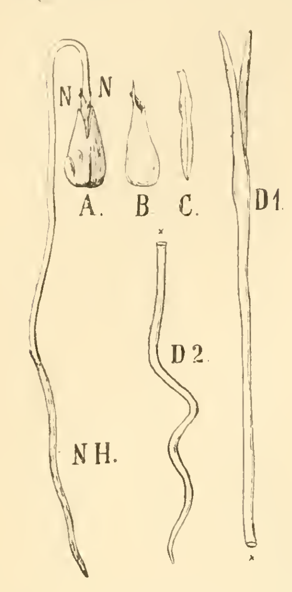


Fig. 148.
Juniperus communis.
Keimung.
A. Same mit dem heraustretenden Keimling, dessen Kotyledonen noch im Samen stecken, N. die gebräunte Nuzellarspitze, NH. die ausgestülpte und von der Wurzel mitgenommene Nuzellarhaut; die Höcker an der Samenschale entsprechen Harzdrüsen. B. die aus der Samenschale herauspräparierte Nuzellushaut mit der Nuzellarspitze N. C. die im Samen steckenden Kotyledonen. D1. u. D2. ein weiter entwickelter Keimling mit gestrecktem Nutationsknie. — 3 : 1. (Orig. Sch.)

Über die Keimfähigkeit der Samen des Wacholders liegen keinerlei Angaben vor. Die Keimung (Fig. 148) erfolgt in ähnlicher Weise, wie bei den übrigen Coniferen (vgl. Fig. 2 S. 63, Fig. 37 S. 109, Fig. 86 S. 179). Der Keimling zeigt nur 2 Kotyledonen; ihr primitiver anatomischer Bau und die Weiterentwicklung der Gewebe durch die Primärblätter bis zu den Folgeblättern ist aus den Figuren 149—151 ersichtlich. Auf die Keimblätter folgen viergliedrige Wirtel von Primär-

[1]) Natur. Jahrg. 1888. S. 258. — Als sekundärer Dünenbildner tritt er auf der Windseite der Dünen am Michigansee mit *J. sabina* und *Arctostaphylos* auf. (Botan. Jahresber. Bd. 27. 1899. I. Abt. S. 316.)

[2]) Engler, A. Die Pflanzenformationen und die pflanzengeographische Gliederung der Alpenkette. Berlin 1901.

[3]) Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb. 2. Aufl. I. Teil. Tübingen 1900. S. 112.

[4]) Die Felsenheide am Bielersee. Basel 1904.

[5]) Freuler, B. Forstliche Vegetationsbilder aus dem südlichen Tessin. Bot. Excursionen und pflanzengeogr. Studien in der Schweiz, herausgeg. von C. Schröter. Heft 2. Zürich 1904.

blättern (14), auch noch am folgenden Jahrestrieb; wann die dreigliedrigern Quirle der Folgeblätter zuerst auftreten, ist nicht bekannt.

In den Wurzeln fand Sarauw (61) häufig eine endotrophe Mykorrhiza, ausserdem zwischen den Zellen der äussersten Rindenschichten ein intercellulares Mycelium („Hartig'sches Netz"), obwohl eine Pilzscheide vollkommen fehlt —

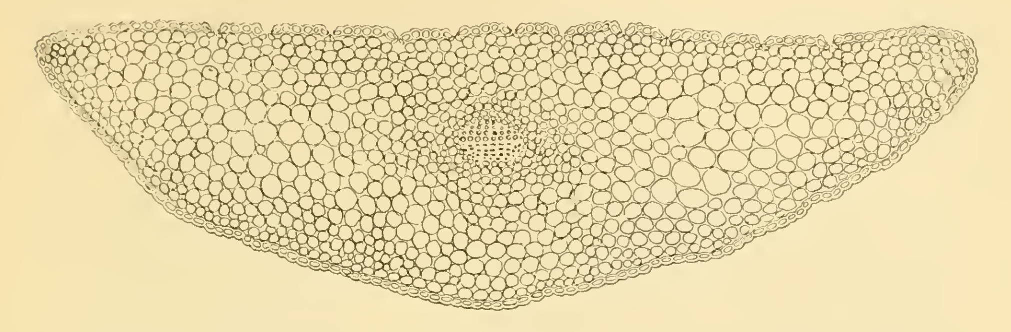


Fig. 149. *Juniperus communis.* Querschnitt durch den Kotyledon, der einen sehr primitiven, wenig differenzierten Bau zeigt.

Die Epidermiszellen sind schwach verdickt, die Spaltöffnungen auf der ganzen Oberseite entwickelt; das Hypoderm ist nur an den Kanten durch einige wenige Zellen repräsentiert; das Assimilationsgewebe zeigt keinerlei Sonderung in Palissaden- und Leitungsgewebe; von Transfusionsgewebe ist keine Spur zu erkennen, eben so wenig von Bastfasern. 130 : 1. (Orig. Sch.)

neben *Cedrus Deodara* der einzige bekannte Fall, wo intercellulare Pilzhyphen an einer Mykorrhiza auftreten, ohne dass eine Mycelscheide vorhanden ist.

Die Nadeln stehen an ausgewachsenen Exemplaren in dreigliedrigen, selten in viergliedrigen Quirlen; letzteres kann als Rückschlag zur Jugendform

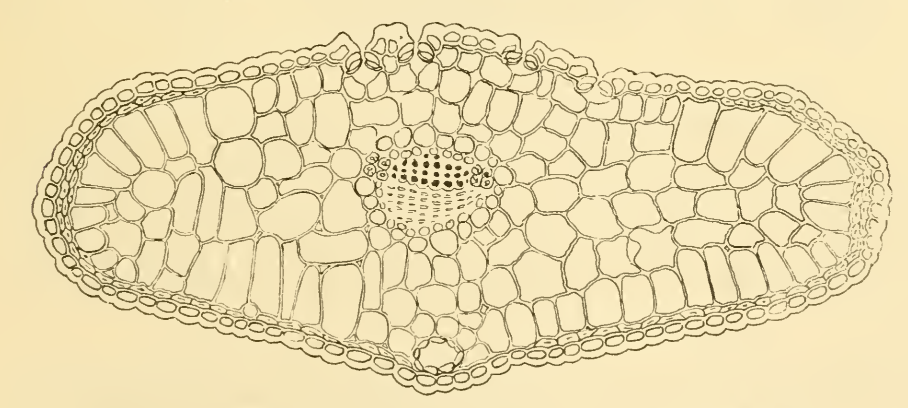


Fig. 150. *Juniperus communis.* Querschnitt durch die Primärnadel.

Epidermiszellen noch verhältnissmässig schwach verdickt; Spaltöffnungen schon auf den Mittelstreif der Oberseite beschränkt; sklerenchymatisches Hypoderm schwach entwickelt; Harzgang verhältnismässig klein; Assimilationsgewebe mit schwach angedeuteter palissadenartiger Streckung; Bastfasern im Phloëm des Gefässbündels noch fehlend; Transfusionsgewebe nur durch wenige Zellen links und rechts vom Xylem angedeutet. 140 : 1. (Orig. Sch.)

betrachtet werden. Am Grunde ist die Nadel angeschwollen und mit einem Gelenk am Stengel angeheftet, sie läuft an ihm nicht herab, bildet also kein „Nadelkissen". Sie ist von pfriemlicher Gestalt, spitz, 8—21, selten bis 30 mm lang, etwas rinnig, anfangs aufgerichtet, später abstehend bis zurückgeschlagen (dies bei der *var. Weckii* Graebn.). Das Blatt (Fig. 151) lässt starke xerophytische

Anpassungen erkennen. Die Epidermis ist stark verdickt, die Spaltöffnungen eingesenkt, ihr Vorhof mit einem Wachspfropf verstopft; die Spaltöffnungen sind auffallender Weise auf die Oberseite der Nadel beschränkt (76), die einen weisslichen, eben durch diese Wachspfropfen und einen daneben auftretenden Wachsüberzug hervorgerufenen Streifen zeigt. An ganz trocknen Lagen drehen sich, wie es zuerst Erb[1]) beschrieb und eigene Beobachtungen bestätigten, die Zweige und Nadeln so, dass alle Spaltöffnungen nach unten gerichtet sind und also die Pflanze von oben gesehen dunkelgrün, von unten weisslich erscheint. — Unter der Epidermis ist ringsherum ein kräftiges sklerenchymatisches Hypoderm ausgebildet, das nur unter den Spaltöffnungsstreifen zu beiden Seiten des schmalen Mittelstreifens unterbrochen ist. Dieser spaltöffnungsfreie, Hypoderm führende Mittelstreif kann indessen auch fehlen. Unter dem Gefässbündel liegt ein weiter Harzkanal, der aus der Nadel in den Zweig tritt: in seltenen Fällen kann er fehlen (Erb a. a. O.). Das Assimilationsgewebe zeigt keine scharfe dorsiventrale Sonderung in Palissaden- und Schwammgewebe, es besteht aus grossen, in ra-

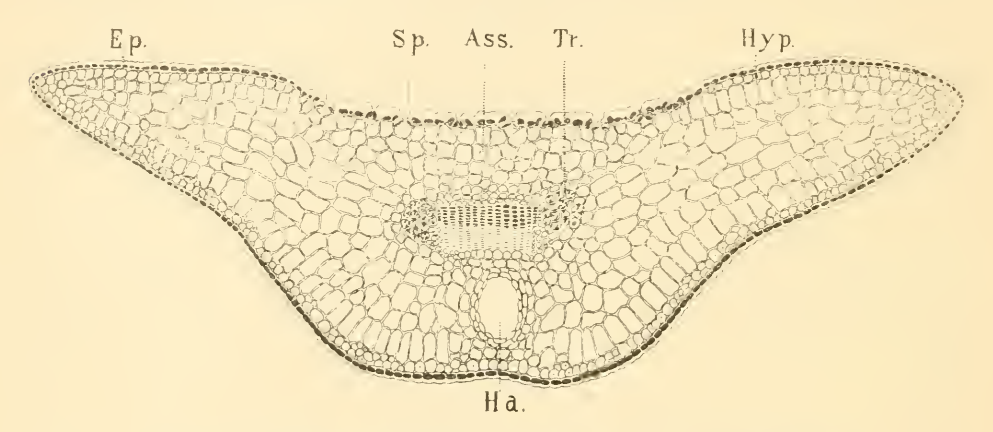


Fig. 151. *Juniperus communis.* Querschnitt durch die Folgenadel (Exemplar von Sitten, aus der heissen trockenen Weinzone des Wallis, ca. 500 m ü. M.).
Die Epidermis Ep. zeigt stark verdickte Aussenwände und führt Spaltöffnungen Sp. nur auf einem mittleren Streifen der Oberseite. Das Hypoderm Hyp. ist meist einschichtig, nur an den Kanten und unter dem Harzgang mehrschichtig; der Mittelstrang desselben fehlt (nach v. Wettstein ist dessen Vorkommen für J. communis charakteristisch, Erb fand zahlreiche Ausnahmen). Das Assimilationsgewebe Ass. zeigt eine schwach ausgeprägte Palissadenschicht an den spaltöffnungsfreien Stellen, und eine Zone quergestreckter Leitungszellen, vom Gefässbündel zu den Kanten führend (auf Längsschnitten erscheint es nach Klemm, vgl. S. 284 Anm. 1, in Querlamellen geordnet). Das Transfusionsgewebe setzt sich flügelartig an das Xylem des Gefässbündels an. 85 : 1. (Orig. Sch.)

dialer Richtung gegen das Gefässbündel hin etwas gestreckten Zellen. Immerhin sind nach Erb die Assimilationszellen unter den spaltöffnungsfreien Teilen der Epidermis länger gestreckt und enger gefügt, unter den Spaltöffnungen lockerer, sodass man von einem Palissadenparenchym sprechen könnte. Namentlich scheint ein solches bei den Exemplaren hochalpiner Standorte vorzukommen, was mit den Beobachtungen Wagner's (198) an anderen Alpenpflanzen übereinstimmt; so fand Erb bei *J. nana* vom Albulapass (2400 m) 3—4 Schichten von Palissaden auf der Unterseite und 2 an den Kanten. Das einzige, die Mitte der Nadel durchziehende Gefässbündel zeigt rechts und links an das Xylem angrenzend

[1]) Erb, J. Über den Wert der Blattanatomie zur Charakterisierung von *Juniperus communis* L., *J. nana* Willd. und *J. intermedia* Schur. Mitt. aus dem bot. Museum d. eidgen. Polytechnikums in Zürich. — Ber. d. schweiz. botan. Gesellsch. VII. 1896.

einen stark entwickelten Tracheïdensaum [1]); die Zellen desselben (Fig. 151) sind durch netzförmig verzweigte, von den Hoftüpfeln ausgehende Querbalken ausgezeichnet („Cupressineentypus“ nach Karlsson, dem auch *Cunninghamia* angehört). Eine Bündelscheide fehlt.



Fig. 152. *Juniperus communis.* Habitusformen.

A u. B Baumform. A Exemplar von 10 m Höhe, 1,92 m Schaftlänge und 77 cm Umfang in 1 m Höhe; stand in Westpreussen, Bez. Marienwerder, Oberförsterei Jammi und wurde 1891 gefällt. B Exemplar von 7,8 m Höhe, 2 m Schaftlänge, 2,5 m Umfang 60 cm über der Erde, und 7,6—8,3 m Kronendurchmesser; vom Hof Hohl im Kirchspiel Haaböl in Norwegen bei 59° 36′ n. Br. C die gewöhnliche Buschform. D die Abart intermedia subv. depressa Pursh, ein niederliegend ausgebreiteter Busch von 3 m Durchmesser und 30 cm Höhe; auf einer steinigen Heide bei Chaux-de-fonds im Neuenburger Jura. E die Abart hibernica Gord. mit Säulenwuchs. A nach Conwentz, B nach 168, S. 144, D nach einer Photographie von Forstinspektor Pillichody, C und E nach der Natur.

Der Sprossbau des Wacholders weicht von dem regelmässig monokormischen System der *Abietineen* wesentlich ab. Der Hauptstamm verliert sich stets und löst sich in Äste auf (Fig. 152 C); sehr früh, schon in der Nähe des

[1]) Der Tracheïdensaum wurde neuerdings von Worsdell (On transfusion-tissue, its origin and function in the leaves of Gymnospermous plants. — Transact. Linn. Soc. (2.) V. 1897. p. 301) als ein auf die Seite gerücktes „zentripetales Xylem“ aufgefasst, also ein Rest jenes bei den fossilen „diploxylen“ Gefässkryptogamen und Gymnospermen so verbreiteten zentripetalen Bündelteils. Bernard (Le bois centripète dans les feuilles des Conifères. — Beih. z. Botan. Centralblatt. Bd. 17. 1904. S. 241—310) bestätigt diese Auffassung durchaus. Im dem sonst so vollständigen Literaturverzeichnis Bernards fehlt die wichtige Arbeit von Karlsson (Transfusionsväfnaden hos Coniferna. — Lunds Univ. Arsskrift. Bd. 24. 1888).

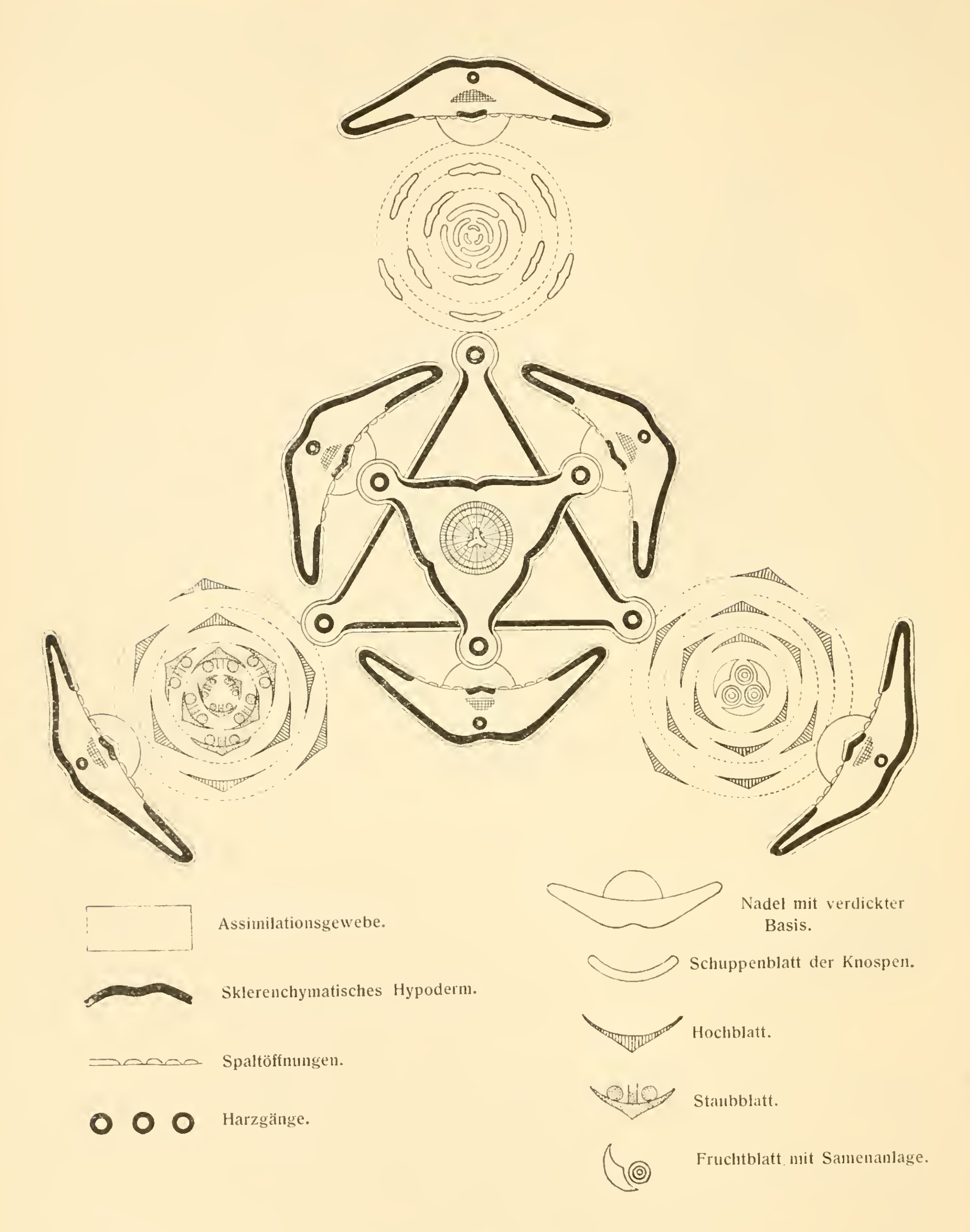


Fig. 153. *Juniperus communis.*

Synoptisches Diagramm des Spross- und Blütenbaues (männliche und weibliche Pflanze kombiniert). Darstellung von 2 Nadelquirlen samt den dazu gehörigen Querschnitten der darunter liegenden Internodien; der untere (äussere) Nadelquirl trägt in den Achseln der Nadeln eine männliche Blüte (links), eine weibliche Blüte (rechts) und einen Seitenspross (oben). (Orig. Sch.)

Bodens, geschieht dies bei dem strauchigen Wuchs der var. *frutescens* Klinggr.[1]), der bei der Abart *depressa* Pursh (Fig. 152 D) sogar zum ausgebreiteten Spalierwuchs wird. Die baumartigen Formen zeigen einen deutlichen astlosen Schaft, der sich in eine breitgewölbte oder spitze Krone fortsetzt (Fig. 152 A u. B). Die Äste sind weit abstehend mit abwärts gebogenen Enden, die Zweige hängend. Nach Beissner (2) wächst meistens die männliche Pflanze mehr spitz aufstrebend, die weibliche mehr ausgebreitet. Bei der Abart *hibernica* Gord. sind alle Äste und Zweige aufstrebend, sodass die Form der Krone schmal zylindrisch wird (Fig. 152 E). Die Seitenäste entstehen in den Achseln der Nadelquirle in regelloser Anordnung, bald zu 3, bald zu 2 oder einzeln; an den blühenden Sprossen sind meist die unteren Blattwirtel leer, die mittleren mit Blütensprossen, die oberen mit Laubsprossen versehen. Die Seitenäste beginnen mit 2 etwas nach hinten verschobenen seitlichen Vorblattschuppen und gehen dann sogleich zur normalen 3gliedrigen Wirtelstellung der Nadeln über, im ersten Wirtel steht das unpaare Glied nach hinten (Fig. 153). Eine Vermehrung durch wurzelnde Zweige wird von Schübeler (**168**) angegeben.

Die Knospen sind von schuppenartigen Nadeln bedeckt, welche nur durch ihre geringe Länge von den normalen Nadeln abweichen; eine eigentliche Niederblattbildung, das Auftreten chlorophyllloser Schuppen findet nicht statt.

Das Wachstum des Wacholders vollzieht sich am raschesten vom 5. bis zum 20. Jahre. Die baumartige Form erreicht im Maximum eine Höhe von 12,5 m; dieses Mass zeigte ein i. J. 1872 gefällter Baum am Hardangerfjord in Norwegen bei 60° 10′ nördl. Br. (**168**). Einer der höchsten Wacholderbäume Deutschlands stand in der Provinz Westpreussen in der Oberförsterei Jammi, Regbez. Marienwerder (Fig. 152 A), seine Höhe betrug 10 m[2]); in der Schweiz fand Pillichody[3]) auf einer Juraweide bei Chaux-de-Fonds in 830 m ü. M. ein Exemplar von 9 m Höhe, daneben stand ein Exemplar der niederliegenden Abart var. *intermedia* Schur. subvar. *depressa* Pursh, ein ausgebreiteter Teppichstrauch von 3 m Durchmesser und 30 cm Höhe! (Fig. 152 D.)

Das Dickenwachstum des Stammes ist sehr wechselnd; Schübeler (**168**) gibt folgende Zahlen:

Alter	Durchmesser
67 Jahre	29 cm
91 „	26 „
116 „	17 „
143 „	20,5 „
172 „	23 „
297 „	33 „

Der Spross ist deutlich in Knoten und Internodien gegliedert; die letzteren sind dreikantig, an den Kanten laufen als dicke abgerundete Wülste die aus den Nadeln austretenden Harzgänge herab (Fig. 153), welche in der Insertionshöhe des nächstunteren Wirtels stumpf endigen; auf der Mitte der Fläche verläuft je eine Furche. Die Kanten entsprechen den oberhalb des Internodiums sitzenden Nadeln, die Furchen den Zwischenräumen zwischen je 2 Nadeln. Da die aufeinander folgenden Nadelquirle miteinander abwechseln, so ist dies auch bei den Kanten und Flächen der Internodien der Fall; am Knoten trifft eine Interfoliar-

[1]) Klinggräff, Über die westpreussichen Formen von *Juniperus communis*. Ber. üb. d. 4. Versamml. d. westpreuss. bot.-zool. Vereins in Elbing 1882; nach Botan. Jahresber. 1882. Abt. 2. S. 54.

[2]) Conwentz, Forstbotanisches Merkbuch, I. Provinz Westpreussen. Berlin 1900. S. 41

[3]) Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen. Bd. 51. 1900. S. 121.

furche jeweilen mit einem Kantenwulst des nächstunteren und nächstoberen Internodiums zusammen.

Die primäre Rinde ist durch den Mangel von Collenchym und Sklerenchym ausgezeichnet, die sekundäre durch die in regelmässigen tangentialen Reihen auftretenden Bastfasern, welche meist durch drei Reihen dünnwandiger Zellen von einander getrennt sind. Diese führen in ihren radialen Zellenwänden Kristallsand[1]; die mittlere Reihe besteht aus Bastparenchym, die äusseren, an die Bastfasern grenzenden aus Siebröhren mit sehr zahlreichen wandständigen Siebplatten. Die Borkebildung wird durch ein ringförmiges, inneres Periderm eingeleitet, das ungefähr in der Mitte zwischen Epidermis und primären Bastbündeln gegen den Schluss der ersten Vegetationsperiode auftritt. Durch dasselbe werden die 3 Kanten mit den blattbürtigen Harzgängen abgetrennt. Die inneren borkebildenden Periderme besitzen eine grosse Flächenausdehnung und führen so zur Bildung einer Ringelborke, die in silbergrauen, papierdünnen, langen und biegsamen Streifen abblättert. Sie enthält Harzgänge, die wohl erst sekundär durch Zerstörung von Zellgruppen entstanden sind. (53).

Das Holz ist schön rötlich gefärbt, angenehm riechend, feinfaserig, zäh und schwer spaltbar, dauerhaft, dabei weich und leicht zu bearbeiten; es wird zu Drechslerarbeiten und Holzschnitzereien, sowie zum Auslegen von Möbeln gesucht (30). Es enthält das Harz nicht in Harzgängen, sondern in Spätholztracheïden und Markstrahlzellen. — (Sch.)

Die Blüten sind zweihäusig verteilt, doch kommen auch einhäusige Pflanzen selten vor (187), indem auf überwiegend männlichen oder weiblichen Exemplaren Blüten des anderen Geschlechtes auftreten.[2] Forsberg[3] hat (in Schweden) die Beobachtung gemacht, dass anscheinend die Bodenbeschaffenheit von grösstem Einfluss auf das Mengenverhältnis ist, in welchem männliche und weibliche Pflanzen an derselben Örtlichkeit vorkommen, derart, dass auf bewachsenem Waldboden und dergl. die Zahl der weiblichen Exemplare, auf offenem mageren Sandboden und überhaupt unter ungünstigen Ernährungsbedingungen die der männlichen das Übergewicht erlangt. Auch sterile Exemplare hat Forsberg in Schweden beobachtet, deren Zahl im lichten Walde 7 %, bei starker Beschattung im dichten Walde sogar bis zu 23 % betrug. Sehr selten scheinen sich Zwitterblüten auszubilden; den einzigen beobachteten Fall, in welchem ein bei Seeshaupt am Starnberger See stehender grosser Busch fast ausschliesslich hermaphrodite Blüten trug, beschreibt O. Renner[4]. Der Hauptanlage nach sind die Blüten weiblich, die Zwitterigkeit wird durch accessorische Ausbildung von Antheren an den sterilen Schuppen des weiblichen Blütensprosses hervorgebracht; an einzelnen Zweigen fanden sich allmähliche Übergänge bis zu rein weiblichen Blüten. In den Zwitterblüten trugen meistens die 2—3 unter den Fruchtschuppen stehenden Blattquirle Antheren, oder unter den Fruchtschuppen stand noch ein Quirl steriler Blättchen. Diese Zwitterblüten waren ausgeprägt protogyn, indem der Pollen fast um 14 Tage später reifte, als die Mikropylen entwickelt waren; zu dieser Zeit waren gar keine geschlechstreifen weiblichen Organe mehr vorhanden.

Männliche und weibliche Blüten werden im Herbst als kurze Seitensprosse in Blattachseln der mittleren Nadelquirle eines Zweiges angelegt und sind im

[1]) Über diese Ablagerung von oxalsaurem Kalk in die Zellmembranen vgl. Hartig, Forstl. Kulturpflanzen, Taf. X, Fig. 2; Frank in Bot. Zeitung, Bd. 22, 1864, S. 160 bis 162; Solms-Laubach in Bot. Zeitung, Bd. 22, 1871. S. 509, 535, 541.

[2]) Vgl. auch Boesemann in Mitteil. Thür. bot. Ver. N. F. 11. Heft. 1897. S. 7.

[3]) Botan. Centralblatt, Bd. 33. 1888. S. 91.

[4]) Flora, Bd. 93. 1904. S. 297.

April oder Mai, in Giessen (79) durchschnittlich am 10. Mai, funktionsfähig. Die männlichen Blüten (Fig. 153 u. 154 A) stehen einzeln, meist schräg abwärts gerichtet, sind von einer länglichen Gestalt und gelblichen Farbe, 4—5 mm lang, und bestehen aus einigen Quirlen von je 3 Antheren (Fig. 153) von schuppenförmigem Aussehen, von denen die unteren an ihrem unteren Rande 3—7, in der Regel 3 oder 4, Pollensäcke tragen (Fig. 154 B, C), während an der Spitze der Blüte eine Entwicklungshemmung eintritt, die zu einer Reduktion der Staubblätter führt. Der zweitoberste Wirtel besteht aus solchen, welche nur 2 Pollensäcke tragen und am Gipfel der Blüte finden sich statt der Antheren einzelne Pollensäcke (Mikrosporangien). Während ferner die Staubblätter der unteren

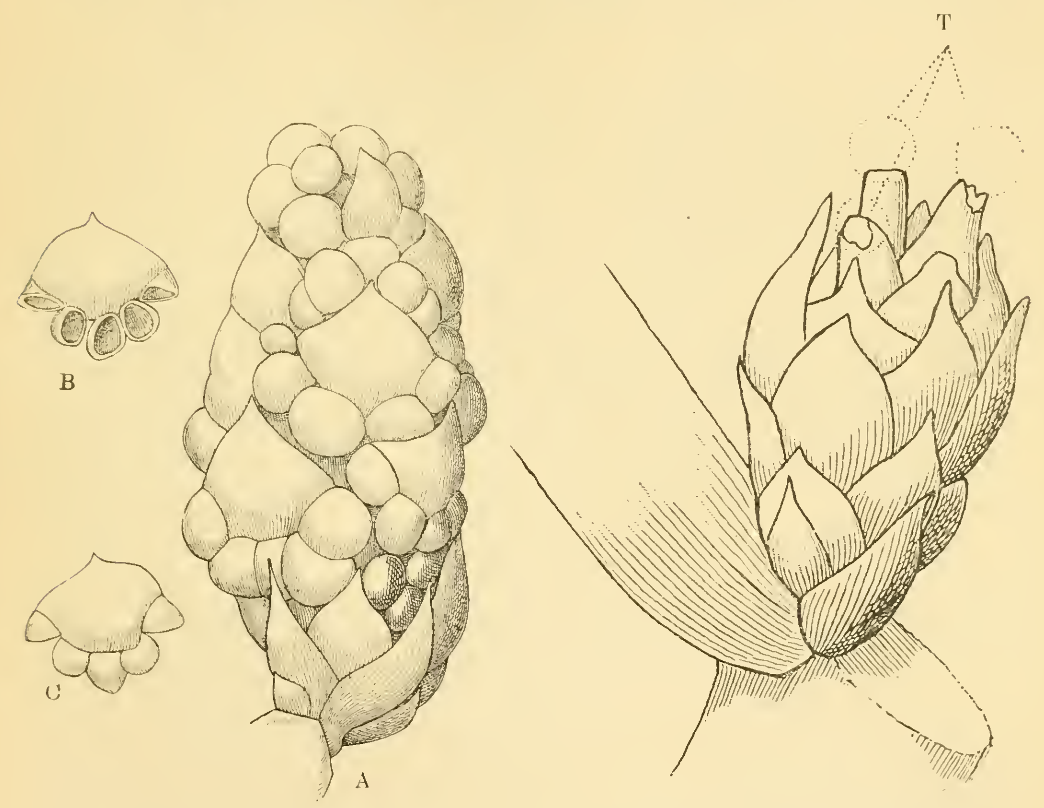


Fig. 154. *Juniperus nana.*
A Männliche Blüte kurz vor dem Stäuben, B eine Anthere mit geöffneten Pollensäcken von innen, C dieselbe von aussen gesehen. 15 : 1. (Orig. K.)

Fig. 155. *Juniperus communis.*
Weibliche Blüte zur Zeit der Empfängnisfähigkeit, mit Flüssigkeitströpfchen T auf den Mikropylen der 3 Samenanlagen. 30 : 1. (Orig. K.)

Wirtel schuppenartige Spreiten besitzen, die in der Knospe die Pollensäcke der nächsthöheren Antheren bedecken und schützen, ist am zweitobersten Staubblattwirtel die Spreite nur angedeutet; hier ist das zu schützende Areal viel kleiner und es wird der Schutz ausserdem von den Spreiten der tiefer stehenden Staubblattanlagen übernommen (56). In den Pollensäcken bildet sich auf der nach innen gewendeten Seite ein weites Loch aus, durch welches der weissliche Pollen in Form von kleinen Wölkchen entlassen wird, um vom Winde fortgetragen zu werden. Von einer indusiumartigen Bildung auf dem schuppenförmigen Teil der Anthere, wie sie nach Goebel[1]) bei *Juniperus sabina*, *J. chinensis* und anderen *Cupressineen* vor-

[1]) Botan. Zeitung. Bd. 39, 1881. S. 701 f., Taf. VI, Fig. 22—24.

handen ist, findet sich bei *J. communis* nur eine schwache Andeutung. Das Verstäuben des Pollens geschieht nur bei trockenem Wetter, da bei feuchter Witterung die Antheren sich durch Ausdehnung dicht an einander legen und

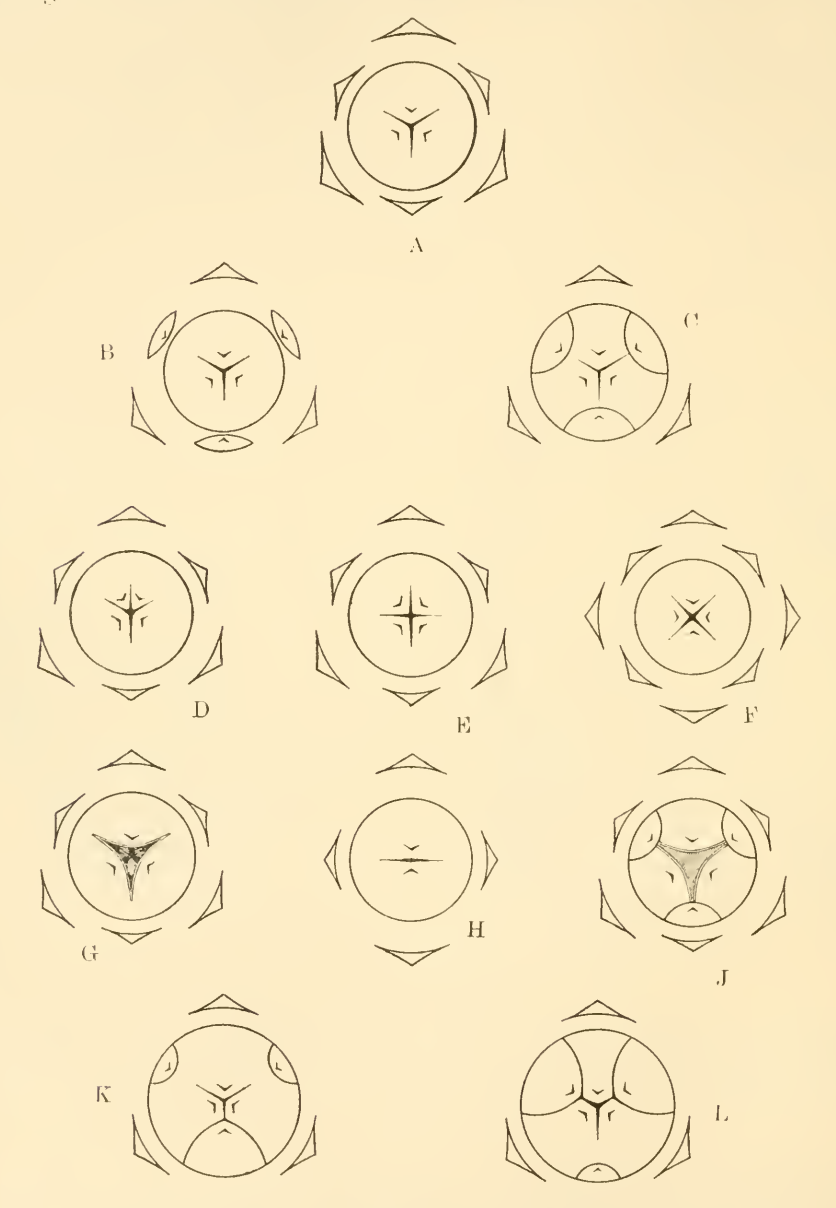


Fig. 156. *Juniperus communis.* Variationen in den Stellungs- und Zahlverhältnissen der weiblichen Blüten.

A Normalfall; B Übergang des oberen Hochblattquirles in sterile Fruchtschuppen; C die 3 oberen Hochblätter zu Fruchtschuppen umgebildet; D Beginn der Spaltung eines der 3 Fruchtblätter; E Hochblätter in 2 dreigliederigen Quirlen, Fruchtblätter in einem 4gliederigen; F 4zählige Blüte; G Fruchtblätter an der Spitze nicht verwachsen, sodass die Samen von oben sichtbar sind; H 2zählige Blüte; J 3zählige Blüte mit 2 Quirlen von Fruchtblättern, von denen die obersten unvollständig verwachsen sind; K oberer Hochblattquirl zu 1 fruchtbaren und 2 sterilen Fruchtblättern umgewandelt; L oberer Hochblattquirl in 2 fruchtbare und 1 steriles Fruchtblatt umgewandelt. (Orig. Sch.)

deshalb zwischen ihren Rändern keinen Pollen austreten lassen (95). Die Pollenkörner sind von ovaler Gestalt, haben eine sehr dünne, feinkörnige Exine, und enthalten in manchen Gegenden (Schweden) reichlich Stärke, während in anderen (Österreich) nur in wenigen Pollenkörnern Stärke vorkommt; die Intine ist stark quellbar, sodass bei Benetzung die Exine gesprengt und meistens abgeworfen wird (112). Die weiblichen Blüten (Fig. 155) sehen kleinen Laubknospen ähnlich, stehen einzeln und aufgerichtet, sind grün, 2 mm lang. Sie bestehen aus mehreren 3gliedrigen Quirlen von Schuppenblättern, von denen in der Regel die 3 gipfelständigen, welche konkav gekrümmt sind, je eine Samenanlage tragen; indessen kommen in den Stellungs- und Zahlenverhältnissen der weiblichen Blüten zahlreiche Variationen vor, deren hauptsächlichste in Fig. 156 veranschaulicht sind.[1]) So sind bisweilen bei normaler Anzahl der sterilen Schuppenblätter statt dreien 4 fertile Schuppen vorhanden (Fig. 156 E), oder die ganze weibliche Blüte ist nach der 2-Zahl (Fig. 156 H) oder nach der 4-Zahl (Fig. 156 F) gebaut; auch der Fall ist beobachtet, dass bei normaler 3-Zahl der Quirlglieder eine Umbildung der oberen Hochblätter zu Fruchtblättern eintritt, welche entweder alle oder zum Teil steril bleiben (Fig. 156 B, K, L) oder auch fertil werden können (Fig. 156 C); endlich kommt eine Vermehrung der Fruchtblätter auf 6 (Fig. 156 J) und ein mangelhaftes Verwachsen derselben (Fig. 156 G, J) vor. Auch teilweise Spaltung eines Fruchtblattes kann eintreten (Fig. 156 D). Die Samenanlagen alternieren mit den Fruchtschuppen, was Strasburger (74) durch die Annahme erklärt, dass von ursprünglich vorhandenen je 2 Samenanlagen einer Fruchtschuppe eine regelmässig abortiere; diese Ansicht wird von Kramer[2]) durch den Hinweis darauf unterstützt, dass häufig eine der 3 Samenanlagen fehlt oder unvollkommen ausgebildet ist. In der Mitte stossen die 3 Samenanlagen so zusammen, dass sie zwischen sich keinen Raum für irgend ein anderes Organ lassen (68); sie überragen die Schuppen mit ihrer Spitze und besitzen halsförmig verlängerte, mit einem unregelmässig gezähnelten Rande versehene Mikropylen, aus denen zur Zeit der Geschlechtsreife ein Flüssigkeitströpfchen austritt, wie bereits Vaucher (187) beobachtet hat.

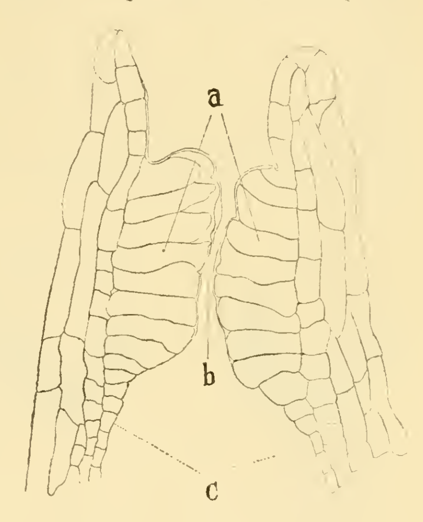


Fig. 157. *Juniperus communis.* Verschluss des Mikropylekanales b nach der Befruchtung. a zum Verschluss gebildeter Gewebewulst, aus der innersten Zellschicht c des Mikropylenhalses hervorgegangen. 110 : 1. (Orig. Kubart.)

Die Bestäubung vollzieht sich wie bei *Taxus;* nach ihrem Eintritt wird die Mikropyle, wie B. Kubart feststellte[3]), durch eine wulstige Gewebewucherung, die im Innern des Halses auftritt, verschlossen. Es findet ein rasches

[1]) Vgl. C. Schröter, Über abnorme Beerenzapfen von *Juniperus communis* L. Ber. schweiz. botan. Gesellsch. Heft 7, Bern 1897, S. 7.

[2]) Kramer, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und des anatomischen Baues der Fruchtblätter der *Cupressineen* und der Placenten der *Abietineen.* Dissert., Leipzig 1885.

[3]) Nach frdl. schriftlicher Mitteilung aus seiner demnächst erscheinenden Wiener Inaug.-Dissertation.

Wachstum der Zellen der innersten Schicht des Mikropylenhalses in einer ringförmigen Zone statt, wobei die vorher isodiametrischen Zellen sich gegen die Längsaxe des Halses auffallend strecken, ohne indessen schliesslich überall fest aneinander zu liegen (Fig. 157). Das Ende der Mikropyle und der Gipfel des Nuzellus vertrocknen nach der Bestäubung und tragen mit zum Verschluss der Mikropyle bei. Die fertilen Schuppen wachsen heran, indem zuerst auf der Mitte ihrer Innenseite ein Wulst entsteht, der später an Grösse zunimmt. Die von Anfang an am Grunde miteinander verwachsenen Fruchtblätter zeigen nun an dieser Stelle ein intensives interkalares Wachstum, durch welches die weibliche Blüte die Form einer Glocke bekommt und die Samenanlagen beträchtlich in die Höhe gehoben werden. Hierauf beginnen die Anschwellungen der Fruchtblätter sich weiter zu entwickeln, überragen bald die Blattspitzen und drängen diese etwas nach auswärts, während sie allmählich die Öffnung der Glocke verengen und in den normalen Fällen schliessen. Wenn diese 3 Wülste einander genähert sind, so zeigen ihre Epidermiszellen papillöse Auftreibungen, welche ineinander greifen und das ganze Gebilde der Zapfenbeere schliessen, sodass die Samen ins Innere derselben gelangen [1]). Ausnahmsweise beteiligt sich auch der unter den Fruchtschuppen stehende Wirtel von Schuppen in verschiedenartiger Weise an der Zapfenbildung (Fig. 156 B, C, J—L), indem die Schuppen sämtlich oder zum Teil die Beschaffenheit der Fruchtschuppen annehmen und mit den fertilen mehr oder weniger weit verwachsen. Bisweilen verwachsen die fruchtbaren Schuppen an der Spitze nicht vollständig miteinander, sondern lassen einen Spalt offen, hinter dem die Samen sichtbar sind (Fig. 156 H) (var. *hypocarpos* Aschers. u. Graebn.). Der Beerenzapfen nimmt beim weiteren Wachstum eine kugelige Gestalt an, vergrössert sich langsam und bleibt bis zum Herbst des nächsten Jahres grün, dann bekommt er eine fleischige Konsistenz (Fig. 158) und erhält eine schwarzbraune Farbe, welche dadurch bläulich erscheint, dass sich auf der Aussenseite der Epidermis ein Wachsüberzug befindet. Die Umfärbung der Beerenzapfen wurde von Nestler [2]) einem Pilze zugeschrieben, dessen Hyphen er in den reifen, sowie in den noch grünen, beinahe reifen Scheinfrüchten fast ausnahmslos vorfand, und welche durch Oxydation des Zellinhaltes die Bildung von dunkelbraunen kugeligen Massen in den Zellen veranlassen sollten. Später zeigte indessen A. Lendner [3]), dass bei der Umfärbung die auch von ihm, wenn auch durchaus nicht immer, aufgefundenen Pilzhyphen gar keine Rolle spielen, sondern lediglich Oxydationsvorgänge unter dem Einfluss des Sauerstoffes der Luft im Zellinnern stattfinden. Die drei äussersten Zellschichten der Scheinbeere sind nach Lendner immer unverpilzt; sie besitzen in den noch grünen Wacholderbeeren einen homogenen grünlichgelben Inhalt, welcher zum Teil aus Gerbstoffen, zum Teil aus

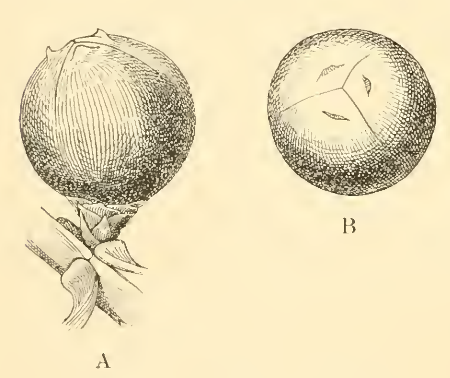


Fig. 158. *Juniperus communis.* Beerenzapfen A von der Seite, B von oben. 5 : 1. (Orig. K.)

[1]) Kramer, A., a. a. O.

[2]) Nestler, H. Über das Vorkommen von Pilzen in Wacholderbeeren. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. Bd. 17. 1899. S. 320.

[3]) Lendner, A. Sur les causes qui déterminent la coloration des fausses-baies du *Juniperus communis.* Bull. des Sciences pharmacologiques. vol. VII. 1903. p. 114—118.

harzartigen Substanzen besteht; allmählich vermindern sich die Gerbstoffe und vermehren sich die Harze, indem erstere durch Oxydation in weniger lösliche gerbstoffhaltige Harze übergeführt werden, welche sich dann in braunen Kügelchen lokalisiert finden. Diese Oxydation spielt sich unter dem Einfluss des Sauerstoffes der Luft durch Einwirkung von Peroxyden (Gerbstoffen) und von Peroxydasen auf die tanninartigen und harzartigen Stoffe des Inhaltes der peripherischen Zellen ab; die Peroxydasen herrschen vor und finden sich besonders in den noch unreifen Scheinbeeren. Pilzhyphen fand Lendner in unreifen grünen Beeren und in vertrockneten reifen in der Regel gar nicht, häufiger, aber auch nur in etwa 30% der untersuchten Fälle, in reifen, noch gut turgeszenten Scheinfrüchten; die Hyphen fanden sich hier in den Interzellulargängen des Fruchtfleischparenchymes, sehr selten im Zellinnern, und gehörten, wie Kulturversuche ergaben, mindestens drei Pilzarten an, nämlich *Aspergillus glaucus* und wahrscheinlich einem *Microsporium* und einem *Cladosporium*. Vom Winter des 2. Jahres an fallen die Zapfenbeeren ab. Bei den verschiedenen Varietäten beträgt der Durchmesser der Zapfenbeere 4—9 mm. Die darin enthaltenen Samen (Fig. 159) sind hellbräunlich, von länglicher, etwas 3kantiger Gestalt und mit einer knochenharten Schale versehen; von den ursprünglichen 3 Samenanlagen verkümmern oft 1—2. Der Embryo trägt 2 Kotyledonen. Die „Wacholderbeeren" enthalten in ihrem Fleisch unter anderem Traubenzucker und das ätherische Wacholderöl, welches in schizogenen Ölbehältern [1]) sich findet. Es riecht aromatisch, hat ein spez. Gewicht von 0,86—0,88, polarisiert links und besteht aus einem Gemenge zweier Camphene von der Formel $C_{10}H_{16}$; es besitzt giftige Eigenschaften.



Fig. 159.
Juniperus communis.
Same.
6 : 1. (Orig. K.)

Während im unreifen Zustande die Beerenzapfen durch ihre grüne Farbe, unangenehmen Geschmack und Saftlosigkeit vor Nachstellungen durch Tiere geschützt erscheinen, sind sie dagegen bei der Reife der endozoischen Verbreitung durch Vögel angepasst: Krammetsvögel, Schwarzamseln, Ringdrosseln, Misteldrosseln, Alpenkrähen, Birkhühner und Schneehühner fressen die Wacholderbeeren und setzen deren durch die feste Samenschale geschützte Samen mit ihren Exkrementen wieder ab; so gelangen Wacholdersträucher auf unzugängliche Felsen, Mauern etc.[2]). Ausserdem lässt sich aber auch eine synzoische Verbreitung der Beerenzapfen beobachten (**171**), da sie durch Ameisen (*Formica pratensis*) in ihre Haufen geschleppt, in Skandinavien auch von Lemmingen eingesammelt werden, welche das Fleisch der Zapfen verzehren. Gelegentlich können die reifen Beerenzapfen, wenn sie in frischem oder ausgetrocknetem Zustand ins Wasser fallen, durch dessen Strömungen fortgetragen werden, da sie sich bis zu 13 Tagen schwimmend erhalten, ehe sie untersinken (**171**).

Nach Gärtner (**51**) besitzt *Juniperus communis* Fruchtungsvermögen in ausgezeichnetem Grade. Die vegetative Vermehrung durch Ableger und Stecklinge gelingt leicht. — (K.)

B. *Juniperus communis* L. var. *nana* Willd. (als Art) (= *J. alpina* J. E. Gray).

Zwergwacholder.

Diese der Arktis und der alpinen Region der Gebirge angehörende Abart zeichnet sich durch ihren ausgebreitet niederliegenden Wuchs bei höchstens

[1]) Vgl. Tschirch, A., Angewandte Pflanzenanatomie. Bd. I, Wien u. Leipzig 1889, S. 485 u. 488.

[2]) Huth, E., in Kosmos. Bd. V, 1881, S. 280. — Piccone, A., Di alcune piante

30 cm Höhe. und ihre gedrängter stehenden, anliegenden. weicheren, weniger spitzen und kürzeren, meist gekrümmten Nadeln aus. welche die Scheinbeere kaum überragen. Sie wird in systematischer Hinsicht verschieden aufgefasst. von den einen als gute Art oder wenigstens Unterart. von andern als blosse klimatisch induzierte Form. Für letztere Auffassung sprechen folgende Tatsachen:

1. Es finden sich alle erdenklichen Übergänge zwischen *Juniperus communis* und *J. nana*, einerseits in den Alpen in der Höhenzone, wo die Alpenform die Ebenenform allmählich ablöst (in der Schweiz bei ca. 1500—1700 m. z. B. Rigikaltbad. oberhalb Zermatt), andererseits im hohen Norden. So sagt Kihlmann (96) von Lappland: „Zwischenformen kommen in ungeheuren Mengen und in allen nur denkbaren Abstufungen vor; die Abhängigkeit der Formen vom Standort ist unverkennbar; an den offensten. windigsten Örtlichkeiten sucht man immer die *communis*-Form vergebens. während sie dicht nebenan in einer Talsenkung oder sogar an einem geschützten Absatz der Felsen typisch ausgebildet ist. Wie ich schon früher hervorgehoben habe. findet man sogar Sträucher. welche an verschiedenen Zweigen sehr deutliche Abweichungen in der Blattform und Blattstellung zeigen. je nachdem sie mehr oder weniger den Unbilden der Witterung ausgesetzt sind. Eine weitere Stütze dieser Auffassung der *nana*-Form finde ich auch in dem Umstande, dass an den sturmgepeitschten äusseren Scheeren an den finnischen Küsten ähnliche Zwischenformen vorkommen. wie auf den lappischen Tundren."

2. Bei Kultur in der Ebene geht der Zwergwacholder im Laufe einiger Jahre in den gemeinen Wacholder über. und zwar nicht etwa nur bei Aussaat. sondern an ein und demselben Individuum: das wurde im Berliner botanischen Garten[1]) und im Garten des botanischen Institutes des Polytechnikums in Zürich[2]) konstatiert.

3. Umgekehrt nimmt *J. communis* bei Kultur in den Alpen die Eigenschaften der *J. nana* an. Bonnier[3]) verpflanzte Exemplare von Fontainebleau auf die Felsen der Pierre Pointue in der Montblanc-Kette bei ca. 2050 m; nach 3 Jahren hatten die zwei einzigen überlebenden Exemplare ihre Gipfel verloren und sich seitlich ausgebreitet, ganz den Charakter von *J. nana* annehmend. In der Blattanatomie zeigten sich freilich beträchtliche Unterschiede von *nana*: hierüber weiter unten.

4. Die anatomische Struktur des Blattes zeigt. wie das morphologische Verhalten. alle Übergänge von einem zum andern Extrem.

Über die anatomische Differenz der beiden Formen (Fig. 160) liegen sehr verschiedenartige Angaben vor. v. Wettstein[4]) hält sie für auch anatomisch getrennte Arten und betrachtet die Mittelformen als Bastarde; Ascherson[5]) bestätigt die Befunde v. Wettsteins; Erb (a. a. O.) dagegen findet die anatomischen Merkmale wenig konstant; Bonnier (a. a. O.) untersuchte die Veränderung der anatomischen Struktur bei Kultur von *J. communis* in den Alpen. Folgende Tabelle gibt die Resultate dieser Forscher wieder:

ligure disseminate da uccelli carpofagi. Vgl. Botan. Jahresb. Bd. 14, Abt. 1. 1886. S. 835. — Massart. J., La dissémination des plantes alpines. Gand 1898. S. 21.

[1]) Ascherson u. Graebner, Synopsis. Bd. I, S. 247.

[2]) C. Schröter, Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1904. S. 94.

[3]) Bonnier, G., Les variations de la structure chez une même espèce. Assoc. franç. pour l'avanc. d. sc. Comptes rend. de la 20me session, 1892, II. partie, p. 521.

[4]) v. Wettstein, R., Über die Verwertung anatomischer Merkmale zur Erkennung hybrider Pflanzen. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-phys. Klasse. Bd. 96. I. Abt. 1897, S. 312.

[5]) Synopsis. Bd. I. S. 247.

Juniperus communis (Fig. 160, I—X).

	v. Wettstein (v. Ascherson bestätigt) (Fig. 160, I)	Erb (Fig. 160, II—V).	Bonnier
Form Querschnitt	dreieckig Unterseite abgerundet Kanten scharf Oberseite flach Höhe : Breite = 3,5 : 9 Nadeln dicker als bei *nana*.	dreieckig Unterseite abgerundet (II—IV) oder ausgerandet (V) Kante scharf (II) oder gerundet (III—V) Oberseite flach (III) vorgewölbt (II) oder konkav (IV u. V). Höhe : Breite sehr schwankend.	Nadeln gleich breit, aber dünner als bei Kultur in den Alpen.
Hypoderm	Die ganze Unterseite und die Hälfte der Oberseite bedeckend, zweischichtig; Mittelstrang der Oberseite vorhanden	Im ganzen stärker entwickelt als bei *nana*, oft aber auch nur einschichtig. Mittelstrang oft fehlend (III—V).	Die „schützenden" Gewebe (Cuticula und Hypoderm) schwächer entwickelt als in den Alpen.
Harzgang	sehr weit, an das Hypoderm anstossend, von der Gefässbündelscheide kaum getrennt; Epithelzellen 10—16.	Meist in d. Hypoderm der Unterseite hineinreichend. Weite des Ganges und Zahl d. Ephitelzellen sehr schwankend.	Relativ eng, 2 ½—3 mal so eng als in den Alpen.

Juniperus nana

	v. Wettstein (Fig. 160, X).	Erb (Fig. 160, VI—IX).	Bonnier (in den Alpen kultiviertes Exemplar von *J. communis*.)
Form Querschnitt	dreieckig Unterseite ausgerandet Kanten abgerundet Oberseite konkav Höhe : Breite = 3,2 : 9. Blatt also etwas dünner als bei *communis*.	dreieckig Unterseite abgerundet (VII—IX) oder flach (VI) Kanten abgerundet (VII, IX) oder scharf (VI, VIII) Oberseite flach (VII, IX) oder gewölbt (VI, VIII) Höhe : Breite sehr schwankend.	Nadeln gleich breit, aber dicker als in der Ebene; besonders d. Assimilationsgewebe stärker entwickelt, namentlich d. Palissaden.
Hypoderm	Die Seitenflächen der Unterseite und ein Viertel d. Oberseite bedeckend, einschichtig, Mittelstrang der Oberseite fehlt.[1])	Meist die ganze Unterseite bedeckend, an der Kante 4schichtig, sonst meist 2schichtig. Mittelstrang fehlend. (VI—VIII) oder vorhanden (IX).[2])	Die „schützenden" Gewebe (Cuticula und Hypoderm) sind stärker entwickelt als in der Ebene.
Harzgang	weit, von der Epidermis u. von der Gefässbündelscheide durch 1—2 Zelllagen getrennt; Epithelzellen 8—12.	Nur selten in das Hypoderm der Unterseite hineinreichend. Weite des Gangs und Zahl d. Epithelzellen sehr schwankend.	Sehr weit, 2 ½—3 mal so weit als in der Ebene.

[1]) Auch Ascherson (Synopsis I S. 247) sagt: mit der abnehmenden Grösse der Pflanze und Länge der Blätter macht sich eine auffällige Abschwächung des mechanischen Systems bemerkbar.

[2]) Auch Ascherson l. c. fand an Exemplaren hochalpiner Standorte mehrfach einen ziemlich kräftig entwickelten „Mittelstrang."

Während also v. Wettstein die Nadeln der Ebenenform dicker findet, sieht Bonnier bei seinen Kulturen in den Alpen die Nadeln dicker werden; während v. Wettstein und Erb das Hypoderm übereinstimmend bei der Form der Ebene als stärker entwickelt konstatieren, sieht umgekehrt Bonnier an der Alpenform das Hypoderm sich verstärken; der Harzgang ist nach v. Wettstein bei der Ebenenform weiter, nach Bonnier vergrössert er seinen Durchmesser um das 2½—3fache bei Kultur in den Alpen [1])!

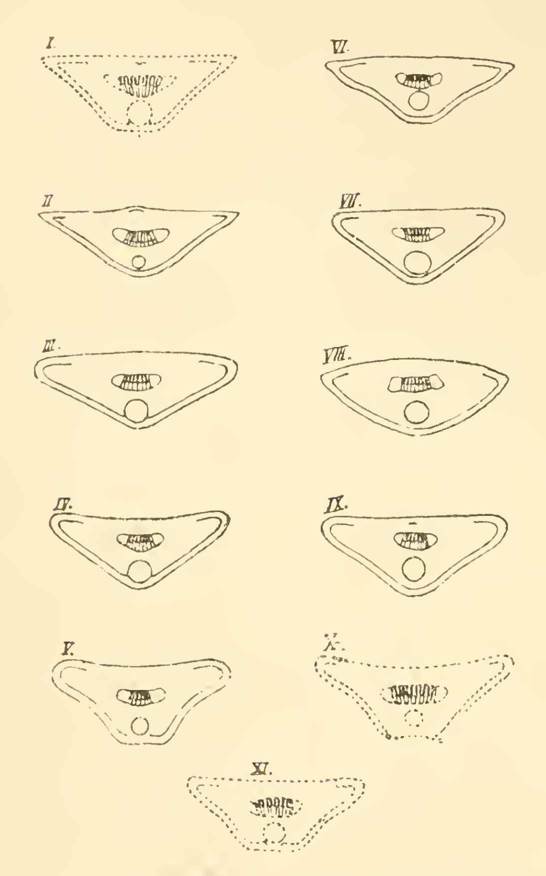


Fig. 160. Schematische Übersicht über die Nadelanatomie von *Juniperus communis* var. *vulgaris* Spach. (I—V), var. *nana* Willd. (VI—X) und var. *intermedia* Sanio (XI); aus Erb, a. a. O.

I. nach Wettstein; II. Anatolien; III. botan. Garten Zürich; IV. Rigi; V. Scheinfeld im Steigerwald, Bayern; VI. Obergurgl i. Ötztal, sonnig, bei 1900 m; VII. Tulufiän, Finnland; VIII. Königsjoch i. Ötztal, ca. 2600 m; IX. Albula 2400 m; X. und XI. nach Wettstein.

Sehr auffallend ist auch die Tatsache, dass Ascherson bei den in der Ebene (Lyck in Ostpreussen) auftretenden Exemplaren von *J. nana* auch den anatomischen Blattbau der Gebirgsexemplare vollkommen wiederfand [2]). Es scheint fast, als ob die anatomischen Differenzen auf zweierlei Ursachen beruhten: einerseits auf Anpassung an klimatische Faktoren, andrerseits auf fixierten Unterschieden einer Abart, oder mit andern Worten: als gäbe es zweierlei Zwergwacholder, einen induzierten und einen angeborenen, erblich fixierten [3]).

Die Hypothese Kerners (91), dass nicht *Juniperus communis* die Stammform von *J. nana*, sondern umgekehrt der Alpenwacholder die ältere, ursprüngliche Form sei, aus der der Ebenenwacholder sich entwickelt habe, besitzt viel Wahrscheinlichkeit namentlich wegen der ungeheuer weiten und unterbrochenen

---

[1]) Es scheint, dass die Einwirkung von gallenbildenden Insekten ähnliche Veränderungen hervorruft, wie das alpine Klima. C. Houard (Comptes rend. de l'Ac. des sc. Paris, 2. janv. 1905) hat nachgewiesen, dass bei *Oligotrophus*-Gallen die von Bonnier angeführten „alpinen" Merkmale bedeutend gesteigert werden.

[2]) Vgl. Sanio. Deutsche botan. Monatsschr. 1883, S. 33 u. 49.

[3]) Dafür spricht auch folgende frdl. schriftliche Mitteilung von L. Beissner an den Verf.: „Was die Samenbeständigkeit von *J. nana* Willd. anbelangt, so habe ich keine Daten, aber einen (allerdings leider nur diesen einzigen) Sämling, welcher sehr schön die typische *nana*-Form zeigt." — Aussaatversuche sind auf der forstlichen Versuchsanstalt auf dem Adlisberg b. Zürich von Prof. Arn. Engler eingeleitet.

Verbreitung des Alpenwacholders. Dann würde die erbliche Alpenform der Stammform entsprechen, die induzierte Zwergform wäre aber nicht einfacher Rückschlag zu dieser, sondern eine in etwas anderer Richtung erfolgende Weiterbildung der aus der erblichen Alpenform abgeleiteten Ebenenform.

Die geographische Verbreitung des Zwergwacholders ist eine ausserordentlich weite und sehr disjunkte. Er besitzt folgende getrennte Verbreitungsbezirke. 1. Nordafrika: auf dem Dschurdschur-Gebirge in Algier. 2. Gebirge des mittleren und südlichen Eurasiens: Portugal, Spanien, Pyrenäen, Auvergne, Alpen von der Dauphiné bis zum Wiener Schneeberg, Korsika, Sardinien, Nord- und Mittelitalien, (fehlt im Schwarzwald und in den Vogesen), mitteldeutsche Gebirge (spärlich im Riesengebirge und mährischen Gesenke, sehr selten in der norddeutschen Ebene: Lyck in Ostpreussen), Karpathen, Balkanländer bis Griechenland, Kaukasus (von Kolchis bis zum Talysch), Kleinasien, Nordpersien (fehlt in Afghanistan), westlicher Himalaya, Dsungarei, Alatau, Turkestan, Altai, Baikalgebiet, Dahurien bis Kamtschatka. 3. In den Ebenen und Gebirgen des nördlichen subarktischen und arktischen Gebietes rings um den Pol: Grossbritannien, Island, Skandinavien bis zum Nordkap 71° n. Br., Enare Lappland (bei 70° n. Br. noch bis 415 m ansteigend), Kola-Halbinsel, Inseln des weissen Meeres (dort das einzige Holzgewächs!), Tundra der Samojeden, Petschora bis 68° n. Br. (fehlt auf Nowaja Semlja), Ural (südwärts bis 54° n. Br.; fehlt dem grössten Teil des europäischen Russlands), Westsibirien, arktisches und nördliches Nordamerika (Sitka, Vancouver, Britisch-Columbia, Gebiet des Huron-, Winipeg- und Michigan-Sees, Yellowstone-Park, Canada, Neufundland, Hudsonbai), Grönland.

Die Höhengrenzen sind folgende: Sierra Nevada 1625—2922 m, Schweizer Alpen im Mittel 1800—2500 m, St. Gallen und Appenzell 1600—2200, Glarus 1200—2300, Graubünden bis 3180 m am Piz Languard[1]), Wallis 1700—2800, Maximum 3570 m im Monte Rosa-Gebiet; beginnt am Ritten bei Bozen bei 1580 m und steigt bei Telfs bis 2212 m; bayerische Alpen 1397—2224 m, im Isergebirge schon bei 763 m, aber auf den Kämmen des Riesengebirges von 974—1461 m; im Bihariagebirge 1157—1845 m (steigt aber bis 632 m herab), Siebenbürgen bis 2200 m (Pax). In den illyrischen Hochgebirgen kennzeichnet nach G. Beck die Quote von 1400 m im allgemeinen die untere Grenze des Auftretens von *J. nana*; am Velebit aber steigt er bis 806 m herab und trifft dort mit mediterranen Formen zusammen. Seine obere Grenze liegt in diesem Gebiet bei 1900—2300 m, letzteres in Montenegro. In Serbien beginnt er vereinzelt bei 1500 m, in Beständen bei 1600 m, und geht bis 2050 m. Im Kaukasus wächst er von 2275—2925 m, im westlichen Himalaya von 1800—3575 m, in der Dsungarei und im Alatau bis 2600 m, in Turkestan von 1625—2275.[2])

Als tonangebender Bestandteil einer Pflanzengesellschaft tritt der Zwergwacholder in den nördlichen Kalkalpen und in den Zentralalpen zusammen mit den *Ericaceen* der Zwergstrauchheide auf, *Calluna*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis idaea* und *V. uliginosum*, ferner mit *Lycopodium clavatum* und *L. alpinum* und den grauen Polstern der Renntierflechte.[3]) An sonnigen Steilhängen auf Urgebirge begleitet er in den südlichen Zentralalpen den so charakteristischen Bestandestypus des bunten Schwingels (*Festuca varia*); so z. B. am Sassal Masone und im Heutal im Berninagebiet. Auf dem Bihariagebirge an der sieben-

[1]) Schriftliche Mitteilung von J. Braun.

[2]) Koeppen, Geographische Verbreitung der Holzgewächse des europäischen Russland und des Kaukasus. Petersburg 1889, II. S. 410.

[3]) Engler, A., Die Pflanzenformationen und die geographische Gliederung der Alpenkette. Notizbl. d. Kgl. botan. Gartens in Berlin. Append. VII, Berlin 1901. S. 31.

bürgisch-ungarischen Grenze bildet er nach Kerner (91) bald kleine, inselförmig in die sonnigen Alpenwiesen eingeschaltete Gruppen, bald dichte, undurchdringliche Bestände, welche in ununterbrochenem Zuge weitgehende Berghalden überziehen. Die Gebüschinseln auf den Wiesen beherbergen *Lycopodien*, *Vaccinium vitis idaea* und *myrtillus*, *Anemone alpina*, grossblütige *Achillea*-Arten und die für die siebenbürgischen Karpathen so bezeichnende *Bruckenthalia spiculifolia*.

Bestandbildend tritt der Zwergwacholder auch in den illyrischen Hochgebirgen auf; Beck (a. a. O. S. 370) schildert sein dortiges Vorkommen folgendermassen: „Der Zwergwacholder ist zumeist ein getreuer Begleiter der Legföhre und auf allen Hochgebirgen verbreitet. Fehlt die Legföhre, dann fällt dem Zwergwacholder meist der Hauptanteil an den Krummholzbeständen zu. Gewöhnlich tritt er uns als niedriger, kaum kniehoher Busch entgegen, welcher in höheren Lagen dem Boden immer mehr sich anschmiegt und zuletzt kaum die Grasnarbe überragt. Dabei vereinigen sich aber die flachen, gleichwipfligen, reichlichst verästelten Sträucher oft so massig, dass sie in einiger Entfernung wie grünende Matten erscheinen. An tiefer gelegenen Standorten erheben sich diese Buschwerke weit ansehnlicher; falls sie dann deckenartig über Felstrümmer sich legen und die Klüfte derselben überspannen, bleibt die Durchquerung dieser Gehölze stets mit den grössten Gefahren verbunden. Solche üppige Zwergwacholderbestände kann man z. B. auf der Plasa in der Crvistnica (Herzegowina) bei 1300 bis 1400 m Seehöhe beobachten, wo Sträucher von mehreren Metern Länge und Höhe wüst durcheinander geworfene Felsblöcke völlig bedecken und auch massig in die nahe Panzerföhrenformation (*Pinus leucodermis*) als Unterholz eindringen.“

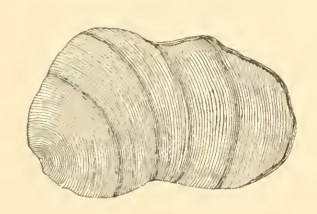


Fig. 161. *Juniperus nana.* Querschnitt durch einen 103-jährigen Stamm vom Sassalbo im Puschlav, 2600 m ü. M. auf Dolomit; der ganz einseitig gewachsene bandförmige Stamm ist links, gegen das Mark hin, stark abgewittert, rechts ist die Rinde noch erhalten. 5 : 2. (Orig. Sch.)

Als Unterholz tritt der Zwergwacholder auf: besonders häufig im Legföhrengebüsch, ferner im ausgedehnten Fichten-, Lärchen- und Arvenwald des Gebirges, nach Beck (a. a. O.) auch in der *Pinus peuce*-Formation (von 1689 m an am Peristeri in Makedonien) und in den Wäldern der *Pinus leucodermis* in Bosnien und der Herzegowina. Häufig wirkt er dunkelgrüne Inseln in die bunte Fläche der alpinen Weide, als lästiges Unkraut besonders an sonnigen, trockenen, mageren Hängen. Diese breiten, stacheligen Hecken sind ein beliebter Zufluchtsort für hochstämmige Kräuter und langhalmige Gräser: *Polemonium caeruleum*, *Aconitum napellus*, *Geranium silvaticum*, *Myosotis alpestris*, *Thalictrum aquilegifolium* und *Poa Chaixii* schmücken diese dunklen Büsche mit freundlichen Blüten; auch der Jungwuchs der Arve, Lärche und Fichte flüchtet sich gerne in den Schutz des wehrhaften Strauches. Sehr häufig spielt er auf der Weide die Rolle eines Pioniers der Vegetation, indem er sein Gezweig über Felsblöcke ausbreitet und so deren Bewachsung einleitet. Aber auch als echte Felsenpflanze tritt er auf.

Die Keimungsgeschichte von *Juniperus nana* ist nicht näher bekannt; über Wuchs, Morphologie und Anatomie der Nadeln ist das Nötige schon oben erwähnt. Das Dickenwachstum ist ausserordentlich langsam, meist stark einseitig. Schlagintweit (s. S. 227 Anm. 3) sah bei 2258 m ein 60jähriges Exemplar mit Jahresringen von nur 0,09 mm Breite; Verfasser fand auf dem Sassalbo bei Puschlav in 2600 m Höhe einen 103jährigen Stamm mit 0,37 mm Jahrringbreite (Fig. 161) und am Berninahospiz bei 2200 m einen 75jährigen mit 0,3 mm breiten

Jahresringen. Rosenthal[1]) gibt ferner folgende Jahrringbreiten von Ästen von *J. nana*: 1,1 mm in Dahlem bei Berlin, 0,108 mm bei Innsbruck auf Humus auf Kalkboden bei 1500 m, 0,288 mm ebenda auf Geröll bei 1700 m, 0,167 mm am Karerpass bei 2000 m, 0,314 mm oberhalb Samaden bei 2300 m, und 0,172 mm auf dem Berninahospiz bei 2400 m an einem 90jährigen Stock. — (Sch).

In den ökologischen Verhältnissen der Blüten und Samen unterscheidet sich *Juniperus nana* in keinem wesentlichen Punkt von *J. communis*. Auch hier findet sich eine Spielart mit aus dem Fruchtfleisch der Scheinbeere herausragenden Samen (lusus *gymnosperma* Schröter).

13. Juniperus oxycedrus L., Cedern-Wacholder.

(Bearbeitet von M. Rikli.)

Zur Gruppe des *Juniperus communis* gehörig, besitzt *J. oxycedrus*, ein xerophytisch angepasster, oligotropher, mesothermer Strauch bis Baum, ein viel kleineres Verbreitungsareal als der gemeine Wacholder. Fast ganz auf das Mediterrangebiet beschränkt, vertritt er hier, wenigstens in den Küstengegenden, *J. communis*. So erreicht er unser Florengebiet nur noch im Südosten: im österreichischen Küstenland und in Dalmatien, ist aber hier eine der gemeinsten Pflanzen.[2]) Im ganzen Küstenstrich Illyriens bildet er im noch unkultivierten Land Gebüsche und kleine Wäldchen.[3]) An der nördlichen Adria ist er in den wärmeren Gegenden Istriens noch häufig.[4]) Als wichtiger, oft sogar als Hauptbestandteil der immergrünen Gehölze wird er auf den meisten dalmatischen Inseln angetroffen. Zu einem erfolgreichen Vorstoss ins Binnenland gibt ihm das Narentatal Gelegenheit[5]): 70 km von der Küste findet er sich oberhalb Mostar noch vergesellschaftet mit *Quercus ilex*, *Pistacia terebinthus*, *Ephedra campylopoda*, *Ruscus aculeatus*, *Phillyrea latifolia*, *Euphorbia spinosa*, *Osyris alba*, *Arbutus unedo*, *Celtis australis* u. s. w. Auf der Ošanica glavica, einem bei Stolac in der Herzegowina bis zu 336 m sich erhebenden Kalkhügel, ist er noch mit 70 weiteren Mediterranpflanzen vertreten. Auch in der Umgebung von Trebinje[6]), in der südlichen Herzegowina, erscheint er an südlich exponierten Hängen nochmals mit 76 mediterranen Arten, in einer vom mediterranen Florengebiet Dalmatiens vollständig losgelösten Insel.

Ausserhalb unseres Florengebietes besitzt *J. oxycedrus* folgende Verbreitung: Madeira[7]), Nordafrika[8]), durch die Atlasländer bis ins südliche Oran und nach Tunesien. Ferner durch ganz Spanien[9]), nördlich bis nach Katalonien und Aragonien und im Westen bis in die portugiesische Provinz Traz os Montes.[10]) Selten in Südfrankreich; Ascherson und Graebner[11]) sagen sogar: „scheint in Süd-

[1]) Rosenthal, M., s. S. 227, Anm. 2.

[2]) Smith, A., Verh. der zoolog. bot. Gesellsch. in Wien. XXVIII. 1875. S. 335 ff.

[3]) Beck, Günther, Die Vegetationsverhältnisse der illyrischen Länder. 1902. S. 72.

[4]) Pospichal, Ed., Flora des österreichischen Küstenlandes. Bd. I, S. 30. 1897.

[5]) Beck, Günther, a. a. O. S. 82—85.

[6]) Beck, Günther, a. a. O. S. 84.

[7]) Richter, K., Plantae europeae. I. 1890. S. 6.

[8]) Trabut, L., Les zones botaniques de l'Algérie. 1888. — Battandier et Trabut, Excursion botanique dans le Sud de la province d'Oran. B. S. B. France XXXV. 1888. S. 338—348. — Cosson, E., Forêts, bois et brousailles des principaux localités du nord della Tunésie. Paris 1884. S. 467—471.

[9]) Willkomm, M. et Lange, J., Prodromus florae hispanicae. I. 1861. S. 22.

[10]) Willkomm, M., Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der iberischen Halbinsel. 1896. S. 143.

[11]) Synopsis der mitteleurop. Flora. I. 1896—98. S. 249.

frankreich zu fehlen." Flahault[1]) erwähnt jedoch diese Holzart aus der Umgebung von Montpellier; Ivolas[2]) zitiert sie aus dem Departement Aveyron, das, obwohl ganz ausserhalb des Mittelmeergebietes gelegen, noch 58 Mediterranpflanzen aufweist, und Perroud[3]) erwähnt *J. oxycedrus* unter der Ausbeute einer Exkursion im Departement Ardèche. Im Küstengebiet Korsikas[4]) ist die Pflanze nur selten und meist nur vereinzelt anzutreffen, dagegen findet sie sich in einzelnen Bergwäldern in kräftigen, öfters fast baumartigen Exemplaren. Verbreiteter ist *J. oxycedrus* auf Sardinien und Sizilien, ebenso von der Riviera durch ganz Italien. Längs der Dinara lässt sich dann diese Holzart von der Herzegowina weiter durch ganz Montenegro[5]) und Albanien verfolgen, im Süden immer weiter ins Binnenland eindringend. In Mittel- und Südgriechenland ist sie allgemein verbreitet[6]) und häufig, ebenso im Rhodopegebirge[7]), doch erreicht der Cedernwacholder auf diesem Wege das ungarische Tiefland nicht mehr. Seine nördlichsten Standorte liegen im südlichen Serbien[8]), im Talsystem der westlichen Morava. Mit *J. oxycedrus* gehen hier übrigens nur noch drei weitere Mittelmeerpflanzen so weit nach Norden, es sind: *Celtis australis*, *Coronilla emeroides* und *Pirus amygdaliformis*. Auch auf dem ägäischen Archipel und in Syrien[9]) (Lycien, Pamphylien, Pisidien, cilicischer Taurus) ist die Pflanze noch weit verbreitet.

Auf der Krim[10]) gehört *J. oxycedrus* der ganzen Südküste an. Im Kaukasus[11]) ist er in den östlichen Steppen des Kuratales und an der Jura ausserordentlich häufig, doch wird er nach Westen immer seltener; erst an den Küsten des Schwarzen Meeres findet er sich wieder, stellenweise sogar massenhaft, meist jedoch sehr zerstreut.

In Transkaukasien wird der Südabhang des Bos-dagh südlich Kars als Artschan-dagh[12]) d. h. Wacholdergebirge bezeichnet; *J. excelsa* und *foetidissima* in Baumform und *J. oxycedrus* als Strauch bedecken in lichten Beständen die

---

[1]) Flahault, Envoi des plantes de Montpellier. B. S. Bot. France 1885. S. 185. 201 u. 237.

[2]) Ivolas, J., Note sur la flore de l'Aveyron. B. S. Bot. France 1885. S. 286—292.

[3]) Perroud, Herborisations sur les rochers de Donzère et de Viviers et dans les Alpines. Annales de la soc. bot. Lyon. Jahrg. VIII. 1879/80, Nr. 1 u. Notes et Mémoires 1881. S. 107—117.

[4]) Rikli, M., Botanische Reisestudien auf einer Frühlingsfahrt durch Korsika. Zürich 1903. S. 45/46, 97.

[5]) Beck, Günther, a. a. O. S. 85.

[6]) Halácsy, E. v., Botanische Ergebnisse einer Forschungsreise in Griechenland. Denkschriften kaiserl. Akademie d. Wissenschaften Wien. LXI. S. 217—268.

[7]) Dingler, H., Das Rhodopegebirge in d. europ. Türkei u. seine Vegetation. Zeitschrift des deutsch-österreichischen Alpenvereins 1878.

[8]) Beck, Günther, a. a. O. S. 87 u. 93.

[9]) Stapf, O., Beiträge zur Flora von Lycien, Carien u. Mesopotamien. Bd. I/II. 1885/86. Denkschriften kaiserl. Akad. d. Wissenschaften in Wien. — Siehe, W., Die Nadelhölzer d. cilicischen Taurus. Gartenflora, 46. 1897. S. 155—158.

[10]) Aggeenko, W., Über d. Pflanzenformationen der Halbinsel Taurien. Arbeiten d. St. Petersburger Naturforscher-Gesellsch. Bd. XVIII. S. 29—49 (russisch). Ref. in Just. Bot. Jahresber. 1887, II. S. 472.

[11]) Kessler, W., Forstliche Aphorismen aus dem Kaukasus. Centralblatt für das gesamte Forstwesen. 1883. S. 363 ff.

[12]) Radde, G., Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern. 1899. S. 94.

grauen öden Höhen. Ja selbst am Grossen Ararat[1]) und in Nordpersien im Albursgebirge[2]), an der Südküste des kaspischen Meeres ist *J. oxycedrus* noch vorhanden. Hier an der Ostgrenze seines Verbreitungsareals bildet er einen Bestandteil des Unterholzes der aus *Quercus macranthera*, aus *Q. castaneaefolia* und *Fagus orientalis* bestehenden Wälder.

Schon aus dieser Verbreitung ergibt sich, dass *J. oxycedrus* vielfach weit über das eigentliche mediterrane Florengebiet hinausgreift. Das Vorkommen im Hochland Spaniens, die vielfachen Vorstösse im Gebiet der dinarischen Alpen und im Innern Macedoniens. sowie das weite Vordringen in das kontinentale Festland Vorderasiens zeigen, dass dieses Gehölz eine grössere Widerstandsfähigkeit gegen Kälte besitzt als die meisten Mittelmeergewächse, jedenfalls mehr als alle übrigen Nadelhölzer der Mediterranzone. Dies wird nun auch durch die Höhenverbreitung bestätigt.

Obwohl einer der verbreitetsten Bestandteile der Macchien, geht *J. oxycedrus* doch anderseits weit in die montane, ja selbst bis in die subalpine und alpine Region hinauf. Es sei auf die folgenden Zahlen verwiesen: Liburnischer Karst[3]) 500—700 m noch üppige Bestände; ob Podprag im Velebit[3]) 775 m; Mte. Vipera auf Sabbioncello[3]) 800—900 m; Dinara[3]) 1020 m; Krstac bei Njegus[3]) (Montenegro) 1100 m; am Peristeri bei Monastir[3]) 1494 m; Albanien (nach Baldacci) 1600 m; Arkadien (nach Halácsy)[4]) 1900 m; Rhodope-Gebirge (nach Dingler)[5]) 1070 m; Grosser Ararat[6]) bis ca. 3000 m (?); Alburs (Dschängall)[2]) bis ca. 2000 m; Tuniet-el-Haad (Algerien)[7]) 1450—1700 m; Sierra Nevada (S. de Mijas)[8]) bis ca. 2000 m.

In den höheren Lagen erleidet *J. oxycedrus* häufig Schneefälle, an vielen Örtlichkeiten wird er sogar alljährlich eine mehrmonatliche Schneedecke zu ertragen haben. In diesen Hochlagen schliesst sich *J. oxycedrus* voralpinen Pflanzenformationen an, so ist er z. B. in Montenegro und der Herzegowina[3]) mit *Sesleria nitida*, *Viburnum discolor*, *Senecio Visianus*, *Saxifraga rotundifolia*, *Gymnadenia conopea*, *Cerastium grandiflorum* vergesellschaftet; ein sprechender Beweis für dessen grosse Akklimatisationsfähigkeit an ein rauhes, feuchtes Klima. Nur noch wenige mediterrane Arten, wie etwa *Salvia officinalis*, *Euphorbia spinosa* und *Campanula pyramidalis* vermögen dem Cedern-Wacholder zu folgen; oft entsprossen diese südlichen Gewächse derselben Felsenspalte wie die voralpinen Typen.

In der Kultur ist *J. oxycedrus* immerhin noch „für die mildesten Lagen Deutschlands" geeignet (Beissner). Auch gegen die Gewalt des Windes ist der Baum recht unempfindlich. Wo die Bora nichts mehr aufkommen lässt, da widersteht noch *J. oxycedrus*; sein Astwerk ist dann allerdings dem Boden glatt angedrückt.[3]) Ähnliche Kümmerformen entstehen jedoch auch durch Verbiss[3]), in Form unansehnlicher, gewölbter Polster aus knorrig, kurz verzweigtem Astwerk, das sich gelegentlich kaum spannhoch über den Boden erhebt.

Rasch trocknender und sich erwärmender Boden sagt *J. oxycedrus* besonders zu. Mit Vorliebe besiedelt er steinigen Kalkboden oder den nackten Kalkfels.

---

[1]) Radde, G., a. a. O. S. 380.

[2]) Buhse, F., Die Flora des Alburs u. d. kaspischen Südküste. Arbeiten des Naturforscher-Vereins zu Riga. Neue Folge 1899. Heft 8, XIV. 61 S.

[3]) Beck, G., a. a. O.

[4]) a. a. O.

[5]) Dingler, H., Das Rhodopegebirge etc.

[6]) Radde, G., Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern. 1899. S. 94.

[7]) Durando, Note sur une excursion à la forêt de Cèdres de Tuniet-el-Haad. Assoc. franç. pour l'avancement des sc. Congrès d'Alger 1881. S. 617—621.

[8]) Willkomm, M. et Lange, J. a. a. O.

aber selbst in reinem Sandboden oder auf dem sterilen Serpentin (Serbien) vermag er noch fortzukommen. So gehört *J. oxycedrus* zu den widerstandsfähigsten Elementen der Mediterranflora.

Die ausserordentliche Genügsamkeit, sowie die Widerstandsfähigkeit gegen Wärme und Trockenheit einerseits, Kälte und Feuchtigkeit anderseits ermöglichen dem Cedern-Wacholder, sich einer ganzen Reihe z. T. recht differenter Formationen anzugliedern. Es kommen hauptsächlich folgende in Betracht.

1. In Macchien. Es sind dies die für das Mittelmeergebiet so charakteristischen immergrünen Hartlaubgehölze, oft fast undurchdringliche Xerophytengebüschvegetationen, in denen immergrüne Sträucher und Halbsträucher, meistens Sklerophyllen, Ericoïde und Rutengewächse, die Hauptrolle spielen. Durch seine Stachelblätter trägt er wesentlich dazu bei, diese Buschwälder fast undurchdringlich zu machen. Die häufigsten Begleiter von *J. oxycedrus* in den Macchien sind: *Arbutus unedo*, *Cistus monspeliensis*, *salvifolius*, *villosus*, *Daphne gnidium*, *Erica arborea* und *mediterranea*, *Juniperus phoenicea*, *Laurus nobilis*; *Myrtus communis*, *Phillyraea variabilis*, *Pistacia lentiscus* und *terebinthus*, *Quercus coccifera* und *ilex*, *Rhamnus alaternus*, *Rosmarinus officinalis*, *Spartium junceum* und *Viburnum tinus*; dazu kommen noch die Schlingpflanzen: *Asparagus acutifolius*, *Rosa sempervirens* und *Rubus amoenus*. Am Mte. Vipera ist *J. oxycedrus* mannshohen Gehölzen von *Nerium Oleander* beigemengt.[1])

2. *Oxycedrus*-Bestand. ist eigentlich nur eine Facies der Macchien. Solche ausgedehnte, oft nahezu reine Bestände von *J. oxycedrus* erwähnt Günther Beck (a. a. O. S. 131) von Dalmatien. Radde (a. a O. S. 167) schildert die tot und düster aussehenden, aus *J. oxycedrus* und *J. excelsa* bestehenden Wacholderreviere am Gebirgsfuss des westlichen Kaukasus bei Nowo Rossiisk. Das Geäst der beiden hier baumartig entwickelten Wacholder wird in wuchernder Fülle von Flechten überzogen. Namentlich ist es die graue, dicht ineinander verwebte *Anaptychia intricata*, welche ausser einem dicht anliegenden *Physcia*-Schorf ganze Zweigteile einhüllt und auch den Hauptstamm mit ihrem harten, reichlich zollhohen Polster nicht verschont. Auf Sardinien bedecken oft nahezu reine *Oxycedrus*-Bestände die Dünen der Strandzone (Herzog).

3. Felsenheide. *J. oxycedrus* spielt auf den Felsen eine untergeordnete Rolle. Bei Günther Beck a. a. O. findet sich auf S. 152 ein Vegetationsbild der dalmatischen Felsenheide bei Ragusa; hier ist der Cedern-Wacholder mit *Phlomis fruticosa*, *Inula candida* und *Brachypodium ramosum* vergesellschaftet. Auch in der Bergregion des zentralen Spanien[2]) ist er mit *J. phoenicea* öfter den Tomillares vom Typus der Rosmarinheiden beigemengt. Auf den Hügeln um Bari (Apulien) findet er sich mit *Acanthus spinosissimus*.[3])

4. Als Unterholz von Waldungen. *J. oxycedrus* siedelt sich in den verschiedenartigsten Waldungen an. Als Niederholz ist er in folgenden Föhren- und Eichenwäldern anzutreffen:

A. Föhrenwälder. a) Waldungen von *Pinus silvestris*. Hin und wieder im nördlichen Grenzgebiet des Verbreitungsareals von *J. oxycedrus*, so z. B. in der Sierra de Javalambre in Aragonien.[2])

b) Strandföhrenwälder (*Pinus halepensis*). Mit *J. oxycedrus* stellen sich in diesen Waldungen viele Vertreter der Macchien ein, so *Arbutus unedo*, *Erica arborea* und *verticillata*, *Genista dalmatica* und *sericea*, *Juniperus phoenicea*, *Pistacia lentiscus*, *Phillyraea* etc.[1]) Für Algerien unterscheidet Trabut nach der Höhenlage innerhalb der Region der Aleppokiefer zwei Unterregionen α) Unter-

[1]) Beck, G., a. a. O.

[2]) Willkomm, M., a. a. O.

[3]) Palanza, A., Flora della Terra di Bari. Trani 1900. 4°.

region der *Callitris quadrivalvis*, β) Unterregion des *J. oxycedrus* und *phoenicea*.[1])

c) Schwarzföhrenwälder (*Pinus nigra*). Besonders verbreitet auf den dalmatischen Inseln und in der dalmatischen Küstenzone von der Meeresküste bis ca. 1000 m, so z. B. auf Brazza oder auf dem Mte. Vipera der Halbinsel Sabbioncello. Wo die Schwarzföhren sich zu dichtem Hochwald vereinigen, in dem die Stämme bis 25 m Höhe erreichen, tritt der Cedern-Wacholder allmählich zurück. Nur noch kümmerliche Exemplare und Steineichenbüsche fristen dann unter dem Dunkel der Föhrenkronen ihr Dasein, — man glaubt sich beinahe in unsere Voralpen versetzt. Siehe Abbildung Fig. 1 (S. 140) bei Günther Beck, Illyrische Länder.

d) Molikaföhrenbestand (*Pinus Peuce*). Von 780 bis ca. 1850 m. Am Peristeri in Monastir wird *P. Peuce* bis zu ca. 1500 m zuerst von *J. oxycedrus* dann von *J. communis* und in den höchsten Lagen von *J. nana* begleitet.

B. Eichenwälder. Diese Waldungen zeigen ebenfalls verschiedene Facies, in denen *J. oxycedrus* als Unterholz fast immer anzutreffen ist. Wir unterscheiden:

a) Steineichenwald, öfters bis weit in die Bergregion vordringend. Vorherrschend *Quercus ilex*, als Begleiter ferner *Q. cerris*, *lanuginosa* und *sessiliflora*. So z. B. in den Bergen von Traz os montes (Portugal); Wald von Bonifato, südlich von Calvi auf Korsika[2]); im Süden von Oran[3]); in Albanien bis 1600 m.

b) Die sog. Karstwälder; vorherrschend sind meist buschartig entwickelte sommergrüne Eichen (*Quercus cerris*, *lanuginosa* und *sessiliflora*) Mannaeschen (*Fraxinus ornus*), ferner *Ostrya carpinifolia*, *Carpinus duinensis*, *Acer monspessulanum*, *Prunus mahaleb*. In dieser Formation erreicht *J. oxycedrus* in Illyrien die grösste Meereshöhe. Im Rhodopegebirge wird von 1050 m an in diesen Waldungen *J. oxycedrus* durch *J. communis* vertreten.[4])

c) Korkeichenwaldungen (*Quercus suber*) z. B. bei Morosoglia auf Korsika.

d) Bestandestypus der macedonischen Eiche (*Quercus macedonica*) auf dem Balkan, südlich vom Narentatal mit *Rhamnus intermedia*, *Paliurus*, *Punica* und *Phillyrea*.[5])

5. Bestandteil der Gestrüppformationen an der oberen Waldgrenze. Degen beobachtete auf Samothrake in einer Höhe von über 1000 m Gestrüppe, in denen neben *Quercus coccifera*, *Berberis cretica* und *Prunus prostrata* auch noch *J. oxycedrus* reichlich vorhanden war.[6])

J. oxycedrus zeigt wie *J. communis* sehr mannigfaltige Wuchsverhältnisse. Meist tritt er als aufrechter, sparrig-buschiger Strauch mit zahlreichen steifen, kantigen Zweigen und Ästen und pyramidenförmiger Krone auf, oder die Büsche sind mehr oder weniger ausgebreitet und abgerundet. Seltener wächst er zu einem Baum von 4—5 m Höhe heran[7]), dessen Krone dann bald starr geschlossen pyramidenförmig, bald flatterig entwickelt ist. Auch Exemplare mit nur wenigen biegsamen, öfter stark herabhängenden Zweigen werden gelegentlich beobachtet. Das harte aromatische Holz hat ein spez. Gewicht von 0,65—0,67

[1]) Trabut, L. a. a. O.

[2]) Rikli, M., a. a. O.

[3]) Battandier et Trabut, a. a. O.

[4]) Dingler, H., a. a. O.

[5]) Beck, G., a. a. O.

[6]) Degen, Ergebnisse einer botanischen Reise nach Samothrake. Österr. bot. Zeitschr. 41. S. 301—306 u. 329—338.

[7]) Guttenberg v., Beitrag zur Kenntnis der in Südösterreich heimischen Holzarten. Centralblatt für das gesamte Forstwesen 1876. S. 418—421.

und besitzt einen roten Kern, es wächst sehr langsam und ist von grosser Dauerhaftigkeit. Dickere Stämmchen werden daher öfters als Rebstöcke verwendet, sonst dient er wohl nur als Brennholz. Aus dem Holz wird ferner durch trockene Destillation, hauptsächlich in den südfranzösischen Departements Gard, Lozère und Var, immer noch unter dem Namen Huile de Cade oder Oleum cadinum ein seit dem Altertum bekannter Teer gewonnen, welcher neuerdings wieder gegen Hautkrankheiten zu erneutem Ansehen gekommen ist. Dieses Öl besitzt einen sehr eigenartigen Geruch von ähnlichem Charakter wie dasjenige, welches aus *J. communis* und *J. phoenicea* gewonnen wird.[1])

Die Nadeln stehen wie beim gemeinen Wacholder in dreigliederigen alternierenden Wirteln. Indem die Internodien zwischen den Wirteln bald gestaucht, bald mehr oder weniger gestreckt sind, wird der Habitus stark beeinflusst. Frisch sind die Blätter von hell graugrüner Färbung, 12—30 mm lang und 1—$1^1/_2$ mm breit, starr lineal, scharf zugespitzt und meist stechend; auf den Azoren kommt eine kurznadelige Abart var. *brevifolia* Hochst. mit kaum 10 mm langen Blättern[2]) vor. Ihre Unterseite ist scharf gekielt mit vorspringender Mittelkante, die bald

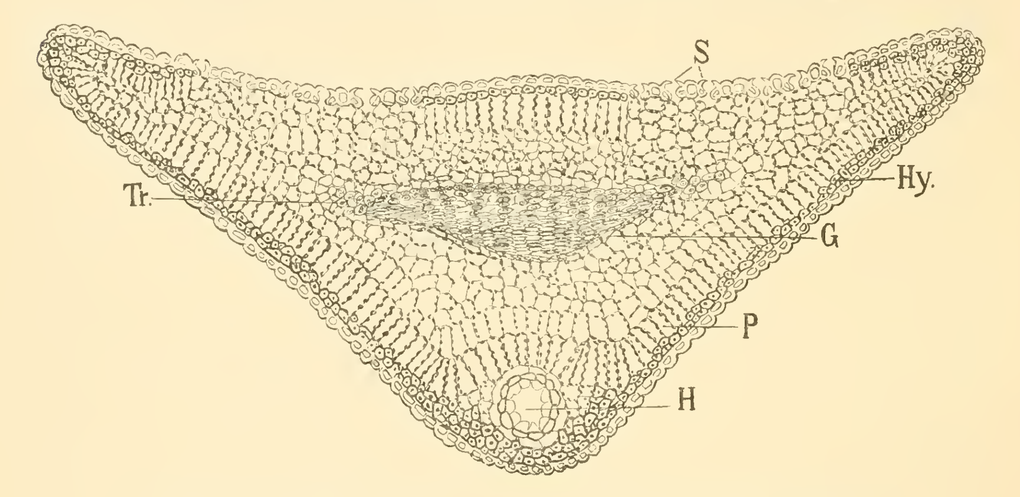


Fig. 162. *Juniperus oxycedrus*. Querschnitt durch eine Folgenadel.
G Gefässbündel, H Harzgang, Hy Hypoderma, P Palissadenschicht, S Spaltöffnungen, Tr Transfusionsgewebe. 80 : 1. (Orig. Rikli.)

flache, bald etwas rinnig vertiefte obere Blattfläche lässt auf beiden Seiten des grünlichen Mittelstreifens je eine bläulich-weisse Furche und zwei grüne Randwülste unterscheiden. Wie bei *J. communis* fehlt ein Nadelkissen, dagegen ist wie beim gemeinen Wacholder die Nadel an ihrer Basis etwas angeschwollen und durch ein Gelenk mit dem Stengel verbunden. An einjährigen Ästchen sind die Nadeln steif, fast rechtwinkelig abstehend, ältere Nadeln sogar häufig zurückgeschlagen. Grösse und Gestalt der Blätter, sowie die Deutlichkeit der beiden Wachsstreifen auf der Oberseite variieren je nach der Lichtintensität der Standorte.[3])

Anatomisch ist die Folgenadel noch in höherem Mass xerophytisch ausgebildet als dies bei *J. communis* der Fall war (Fig. 162). Gegenüber jener unterscheidet sie sich hauptsächlich durch das Auftreten eines typischen Palissaden-

[1]) Amory, A., Oil of Cade. Pharm. Journ. XV. 1885. S. 601.

[2]) Hochstetter in Seubert: Flora Azorica. 1844. S. 26.

[3]) Brinda, B., Il Juniperus macrocarpa di val di Susa. Malpighia, vol. 17, 1903. S. 28—38.

gewebes. Dasselbe erstreckt sich über die ganze Blattunterseite, um an den beiden Rändern etwas auf die Blattoberseite überzugreifen. Auf der Oberseite ist aber auch noch über dem Mittelnerv ein kleiner Streifen Palissadengewebe vorhanden. Das meist zweischichtige Hypoderma[1]) tritt überall nur unter den Palissadenzellen auf, wo diese fehlen, da ist auch kein Hypoderm vorhanden. An den beiden seitlichen Rändern, sowie unter dem kleinen rundlichen Harzgang ist das Hypoderma zwei- bis fünfschichtig. Zwischen dem Harzkanal und dem einzigen zentralen Gefässbündel liegen 4—5 chlorophyllhaltige Zellschichten; die Zellen der zwei unteren Schichten sind in der Richtung des Gefässbündels verlängert, diejenigen der oberen 2—3 Schichten dagegen rundlich bis polyedrisch. Währenddem bei *J. communis* die Spaltöffnungen auf den Mittelstreifen der Blattoberseite beschränkt sind, verläuft bei *J. oxycedrus* je rechts und links vom grünen Mittelstreifen eine durch Wachsüberzug gekennzeichnete Längsfurche. In diesen beiden Furchen sitzen die zahlreichen, stark eingesenkten Schliesszellen.

Über Keimungsgeschichte, Bau der Kotyledonen und der Primärblätter liegen bisher, so viel uns bekannt, keine Beobachtungen vor. Über die Reproduktionsfähigkeit bemerkt v. Guttenberg[2]), dass Stockausschläge nicht gebildet werden und deshalb die Fortpflanzung in der Regel durch Samen erfolgt; doch treiben, wenn ein Stock ausgegraben wird, die Wurzeln manchmal neue Triebe. Ableger und Stecklinge gelingen nicht so leicht wie bei *J. communis*.

Juniperus oxycedrus L. ist Winterblüher. Die Anthese beginnt im November und dauert bis in den April des folgenden Jahres. Der Bau der männlichen und weiblichen Blüten, welche zweihäusig angeordnet sind, sowie der Vorgang der Bestäubung stimmen im wesentlichen mit den Verhältnissen bei *J. communis* überein (73). Auch der Fall, dass statt der normalen 3 Fruchtschuppen sich deren 6 an der Bildung des Zapfens beteiligen, ist bei *J. oxycedrus* beobachtet worden.[3]) Hauptsächlich auf Grund des Baus der Früchte werden zwei Unterarten unterschieden.

a) Subspec. *rufescens* Link pr. sp. mit fast sitzenden, gehäuften, runzeligen, braunroten und fettglänzenden Beerenzapfen. Beerendurchmesser nur 6—8 mm, immer kürzer als die stützenden Nadeln. Bei dieser Unterart sind nach B. Brinda[4]) die Blätter 16—17 mm lang, 1—1,5 mm breit, scharfspitzig, mit einem scharfen Kiel versehen und oberseits konkav, und die männlichen Blüten haben eine nahezu kugelige Gestalt. Eine var. *viridis* Pospichal hat mittelgrosse Beerenzapfen, welche am Grund der Zweige dicht gehäuft und so lang als die stützenden Nadeln sind. Beeren auch reif grünlich, beim Trocknen sich bräunend und am Scheitel mit einem kleinen bereiften Dreieck. Diese Abart findet sich nach Pospichal auf den nördlichen Talgehängen des Lemefjords, nördlich von Rovigno (Istrien). Der rotfrüchtige Typus fehlt daselbst ganz. Eine weitere Varietät ist: var. *umbilicata* Gr. et Godr. = var. *coccinea* Pospichal. Beeren kugelig, am Grunde eingedrückt, grösser, länger als die stützende Nadel, scharlachrot und glatt.

b) Subspec. *macrocarpa* Sibth. et Sm. Beeren einzeln, zerstreut, von der Grösse einer Kirsche (ca. 15 mm im Durchmesser), immer länger als die Stütz-

---

[1]) Es kommen jedoch auch Nadeln vor mit fast durchgehend einschichtigem Hypoderm und zwar finden sich diese oft an demselben Stock mit Nadeln, deren Hypoderma fast durchgehend zweischichtig ist.

[2]) a. a. O.

[3]) Koch, K. Dendrologie. Bd. II. Abt. 2. Erlangen 1873. S. 112. — Nicotra, L., Eterocarpia ed eterospermia. Bollet. Soc. Botan. Italiana. 1898. S. 213.

[4]) a. a. O.

nadel. Zuerst blau bereift, später rotbraun bis bräunlich schwarzblau, glanzlos; öfter am Grunde verschmälert ellipsoïdisch (var. *ellipsoidea* Neilr.). Hier haben die Blätter eine Länge von 12—14 mm und eine Breite von 1,5—2 mm, eine kurze stumpfe Spitze und einen stumpfen Kiel; die männlichen Blüten sind von einer mehr eiförmigen Gestalt.[1]) Diese Abart scheint weniger winterhart zu sein als die vorige. Im österreichischen Litoralgebiet ist sie infolge einiger strengen Winter stark zurückgegangen und die spärlichen Überreste zeigen ein kränkelndes Aussehen.

Bei beiden Unterarten enthalten die Beeren meistens drei Samen, doch kommen zuweilen sechs samentragende Schuppen in den Beerenzapfen vor.

14. Juniperus phoenicea L. Rotfrüchtiger Wacholder.
(Bearbeitet von Schröter.)

Der rotfrüchtige Wacholder ist ein mesothermer immergrüner zypressenähnlicher Strauch oder Baum, der eine Höhe von 8 m und einen Umfang bis zu 2 m erreicht. Er bewohnt vorzugsweise die immergrüne Region des Mittelmeergebietes und streift unser Gebiet nur auf der Quarnero-Insel Lussin; er findet sich auf sonnigen Felsen, trocknen Hügeln und sandigen Dünen bis 1200 m. ü. M. (Flahault), und scheint nach seinen Standorten und Anpassungserscheinungen als oligotroph und als ausgesprochener Xerophyt bezeichnet werden zu müssen. Der Baum verlangt ein warmes Klima und zeigt sich z. B. in Illyrien sehr empfindlich gegen Kälte; kräftige Exemplare halten indessen merkwürdiger Weise die strengsten Winter in Deutschland (z. B. im Tübinger botanischen Garten) aus.[2])

Gegen die geologische Unterlage scheint er unempfindlich zu sein. Flahault[3]) gibt ihn aus dem Departement de l'Hérault sowohl auf kieselreichem Gestein, wie auf Dolomit an; auf den Canaren[4]) wächst er auf festem Basaltboden und auf Gerölle.

Sein Gesamtareal umfasst die Canaren, Madeira und das Mittelmeergebiet bis zur Cyrenaica und nach Cypern — er fehlt im cilicischen Taurus[5]) —, Westarabien bis Djedda und Taifa. In der immergrünen Region dieses Gebietes ist er eigentlich heimisch. steigt aber ausnahmsweise über dessen Grenze hinaus; in der Dauphiné bei Gap, St. Clément d'Embrun und Grenoble,[6]) ferner nördlich bis ins Dep. de l'Aveyron[7]); an der Riviera bis 1350 m; in Griechenland bis 1000 m[8]); auch in

[1]) Brinda, B., a. a. O.

[2]) Das Tübinger Exemplar, 2 m hoch, stand, durch höhere Coniferen geschützt, an einem trocknen Standort und hielt ohne Decke die sehr kalten Winter Tübingens aus (Minimum — 29,5° C), indem es höchstens eine Bräunung zeigte. Leider ging es infolge Beschädigung bei einer baulichen Massnahme zu Grunde (nach frdl. Mitteilung von Universitätsgärtner Schelle). Auch im Wiener botanischen Garten stand ein Exemplar (mit lauter nadelförmigen Blättern); es ist aber ebenfalls wegen ungünstiger Bodenverhältnisse eingegangen. Ein anderes normales Exemplar gedeiht dort im Freien allerdings auch nur kümmerlich (nach frdl. Mitt. v. Baron Handel-Mazetti).

[3]) Flahault, La distribution géographique des végétaux dans un coin du Languedoc (Dép. de l'Hérault). Montpellier 1893.

[4]) Christ, H., Vegetation und Flora der canarischen Inseln. Engler's botan. Jahrbücher, Bd. 6. 1885.

[5]) Siehe, Die Nadelhölzer des cilicischen Taurus. Gartenflora, Bd. 46. 1897.

[6]) Ascherson u. Graebner, Synopsis I, S. 251.

[7]) Ivolas, Note sur la flore de l'Aveyron. Bull. Soc. bot. de France. 1885, S. 286.

[8]) Anderlind, A., Mitteilungen über die Waldverhältnisse Griechenlands. Allg. Forst- und Jagdzeitung. 1884, S. 175.

Algier bildet er mit *J. oxycedrus* zusammen eine Unterregion der Region der Aleppokiefer, die bis 1000 m ansteigt[1]). Sein altes Vorkommen in Ägypten wird durch die Anwesenheit der Beerenzapfen als Totenspeise und Opfergabe in alten Gräberfunden dargetan[2]). Auf zahlreichen Inseln findet er sich: Sardinien[3]), Elba[4]), Giglio[5]), Tremiti-Inseln nördl. von Mte. Gargano[6]), Veglia, Cherso, Lussin, Plago, Lampedusa, Linosa[7]), Aegina, Syra, Paros, Melos, Naxos, Denusa, Amorgos, Korfu, Kreta[8]) Cypern.

Einen eigenen Bestandestypus, dicht und schwer durchdringbar, bildet *J. phoenicea* auf den Inseln „des Rièges", einer Art Nehrung, welche dem Rhonedelta vorgelagert ist; dort ist er vergesellschaftet mit *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea angustifolia* und *media*, *Tamarix gallica*, *Teucrium polium*, *Helichrysum stoechas*, *Ruscus aculeatus*, *Asphodelus cerasifer*, etc.[9]). Als Charakterpflanze besiedelt unser Wacholder die Felswände des Bois de Baume, des Saint-Loup und des Hortus nördlich von Montpellier; Hardy[10]) bezeichnet den dortigen Bestandestypus geradezu als „Association du *Juniperus phoenicea*" und zitiert als begleitende Holzpflanzen *Pistacia terebinthus*, *Amelanchier vulgaris*, *Hedera helix*, *Buxus sempervirens* (diese 4 neben der Hauptart dominierend), ferner *Rhamnus alaternus*, *Coronilla emerus*, *Phillyrea media*, *Quercus ilex*, *Rhamnus infectoria*, *Ficus carica*; weitere Begleiter *Smilax aspera*, *Asparagus acutifolius* etc. Die knieholzartig wachsende var. *turbinata* Parl. bedeckt ausgedehnte Flächen auf Sandboden an der Mündung des Rio de Huelva im Golf von Cadix[11]). Die mediterrane Gebüschformation in der Bergregion der iberischen Halbinsel ist vorzugsweise zusammengesetzt aus *J. phoenicea*, *Quercus coccifera*, *Qu. lusitanica*, *Arbutus*, *Erica arborea*, *Pistacia lentiscus*, *Genista florida*, *Sarothamnus baeticus* und *Ulex parviflorus*; letzterer und *J. phoenicea* bedecken in der oberen Bergregion oft weite Strecken für sich allein oder mit einander gemengt[12]). Auch im südlichen Dalmatien wird *J. phoenicea* häufig in reinen Beständen als Macchie angetroffen, während er in Istrien fehlt.[13]) Als Nebenbestandteil der Macchie (s. oben S. 312) ist er ebenfalls häufig. Kleine reine Bestände bildet er auch am nördlichsten Punkt Toscanas[14]), und endlich tritt er noch an der Ostgrenze seines Vorkommens, in Cypern, bestandbildend auf[15]), besonders

---

[1]) Trabut, L., Les zones botaniques de l'Algérie. 1888.

[2]) Schweinfurth, G., Die letzten botanischen Entdeckungen in den Gräbern Ägyptens. Engler's botan. Jahrbücher. Bd. 8. 1886, S. 1.

[3]) Cavara, La vegetazione della Sardegna meridionale. Nuovo Giorn. Bot. Ital. 8. 1901, S. 363.

[4]) Bolzon, P., Erborizzazioni all' isola dell' Elba. Boll. Soc. Bot. Ital. 1893. No. 1—6.

[5]) Sommier, L'isola di Giglio e la sua flora. Torino 1900.

[6]) Terraciano, L., La flora delle isole Tremiti. Nuovo Giorn. Bot. Ital. 22. 1890. S. 383.

[7]) Ross, H., Eine botanische Excursion nach den Inseln Lampedusa und Linosa. Berichte d. deutschen bot. Gesellsch. Bd. 2. 1884, S. 344.

[8]) Halácsy, Conspectus Florae Graecae. Vol. 3, S. 458. Leipzig 1904.

[9]) Flahault et Combres, Sur la flore de la camargue et des alluvions du Rhône Bull. de la Soc. bot. de France. T. 41. 1894, S. 53.

[10]) Hardy, M., La Géographie et la Végétation du Languedoc entre l'Herault et le Vidourle. Montpellier 1903. S. 52.

[11]) Willkomm, M., Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der iberischen Halbinsel. Leipzig 1896, S. 266.

[12]) Willkomm, a. a. O. S. 209.

[13]) Beck, G., Illyr. Länder. S. 126. u. 131.

[14]) Tafani, E., Florula di Giannutri. Nuovo Giorn. Bot. Ital. 22. 1890, S. 153.

[15]) v. Thümen, F., Waldbäume und Waldwirtschaft auf der Insel Cypern. Centralbl. f. d. ges. Forstwesen. Bd. 10. 1884, S. 234.

auf der Hochebene von Larnaka [1]). Als Unterholz treffen wir den rotfrüchtigen Wacholder im Pinetum von *Pinus Pinea* auf der Camargue, in den Strandföhrenwäldern (*P. halepensis*) von Ragusa, in den Pinien-Strandwäldern der Provinz Huelva am Golf von Cadix, im mediterranen Schwarzföhrenbestand (*P. nigra*) auf der Halbinsel Sabbioncello in Dalmatien, und endlich als Bestandteil des dortigen litoralen Eichenwaldes mit *Quercus lanuginosa*, *Qu. sessiliflora*, *Juniperus oxycedrus*, *Carpinus duinensis*, *Paliurus* etc.

Über die Keimfähigkeit der Samen und den Vorgang der Keimung ist nichts bekannt.

Die Primärnadeln sind nadelförmig, den Folgenadeln von *J. communis* äusserlich sehr ähnlich [2]); sie haben einen plankonvexen Querschnitt, sind 5—8 mm lang und zu dreien quirlständig. Ein Gelenk am Blattgrunde ist nicht vorhanden, die Nadel läuft am Spross herab und bildet ein deutliches Blattkissen (Fig. 163). Die Spaltöffnungen sind nicht auf die Oberseite beschränkt, sondern finden sich auch an der Unterseite auf zwei Streifen links und rechts vom Harzgang; dort ist das Hypoderm unterbrochen (Fig. 164). Die Zellen des Transfusionsgewebes sollen nach Vallot a. a. O. der Querbalken entbehren; Verf. fand sie an den nadelförmigen Jugendblättern eines Exemplars von Elba deutlich ausgebildet.

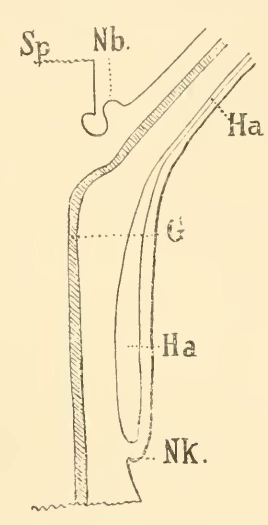


Fig. 163. *Juniperus phoenicea.* Längsschnitt durch die Basis einer Primärnadel.

Die Nadel läuft am Spross herab und bildet ein Nadelkissen (von Nb bis Nk); der Harzgang Ha ist innerhalb des Nadelkissens besonders weit. An der Nadelbasis befindet sich oberwärts eine kleine kissenförmige Anschwellung Nb, die an die analoge Verdickung bei J. communis erinnert; eine Abgliederung der Nadel vom Spross Sp, ein »Gelenk«, ist nicht vorhanden. G Gefässbündel. 10 : 1. (Nach Vallot.)

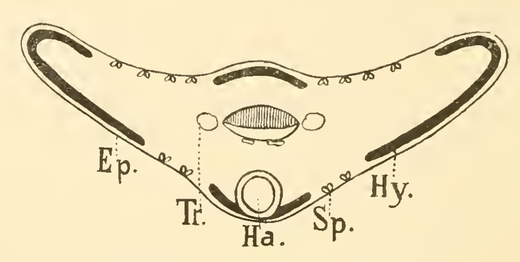


Fig. 164. *Juniperus phoenicea.* Querschnitt durch ein nadelförmiges Primärblatt.

Ep = Epidermis, Hy = Hypoderm, Sp = Spaltöffnungen, Ha = Harzgang, Tr = Transfusionsgewebe. Die Spaltöffnungen finden sich auch auf der Unterseite des Blattes in zwei Längsreihen; die Zellen des Transfusionsgewebes sollen nach Vallot hier blos einfache Hoftüpfel führen, ohne die eigentümlichen Leisten, wie sie bei J. communis vorkommen. 10 : 1. (Nach Vallot.)

Die Folgenadel (Fig. 165) ist schuppenförmig und grösstenteils mit dem Spross verwachsen; sie führt auf dem Rücken eine ununterbrochene Hypodermlage, darunter eine weite Harzdrüse, welche anfangs vorragt, später eingesenkt erscheint. Die Spaltöffnungen sind auf die Flanken, beziehungsweise beim freien Teil auf die Oberseite beschränkt (Fig. 165 A—C). Im Assimilationsgewebe finden sich

[1]) Sintenis, Cypern und seine Flora. Österr. bot. Zeitschr. Bd. 31. 1881.

[2]) Vergl. Vallot, Le *Juniperus phoenicea* à forme spiculaire. Journ. de Botanique Vol. 2. 1883. S. 329—337.

links und rechts von der Harzdrüse isolierte oder in Gruppen auftretende, mehr oder weniger verdickte Sklerenchymzellen (Fig. 166 B); das ist ein scharfer Unterschied von *J. sabina*, dem diese Steinzellen fehlen.[1]) In dem ausserordentlich reich vertretenen Transfusionsgewebe sind die Querbalken (Fig. 166 A) besonders

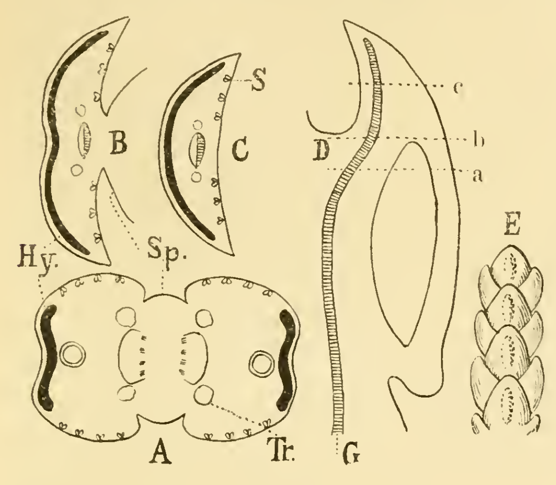


Fig. 165.

Fig. 165. *Juniperus phoenicea.*

A Querschnitt durch den Spross und 2 mit ihm verschmolzene Schuppenblätter im mittleren verwachsenen Teil der Schuppenblätter (Linie a in Fig. D); 15:1. B Querschnitt durch ein Schuppenblatt weiter oben (Linie b in Fig. D), wo der Harzgang verschwunden ist und das Blatt wenigsten an den Rändern sich vom Spross losgelöst hat; 15 : 1. C Querschnitt durch die freie Spitze des Schuppenblattes (Linie c in Fig. D); 15 : 1. D Längsschnitt durch das Schuppenblatt; der mit dem Spross verwachsene Teil ist weit grösser und enthält einen breiten Harzgang, welcher oben und unten blind endigt. Die Basis der Schuppe ist in einen kleinen freien Sporn vorgezogen; 15 : 1. E Ansicht eines mit schuppenförmigen Folgeblättern besetzten Sprosses; 4 : 1. S = Spaltöffnungen, Hy = Hypoderm, Tr = Transfusionsgewebe, G = Gefässbündel, (A—D nach Vallot, E Orig. Sch.)

stark entwickelt.[2]) Auch an älteren Pflanzen können nadelförmige Blätter auftreten; nach Vallot sind dabei aber zwei Fälle scharf auseinander zu halten: 1. Die Nadelblätter sind Primärblätter und entsprechen der Jugendform, ihr Auftreten ist also gleichsam einer Hemmung zuzuschreiben. In den von Vallot

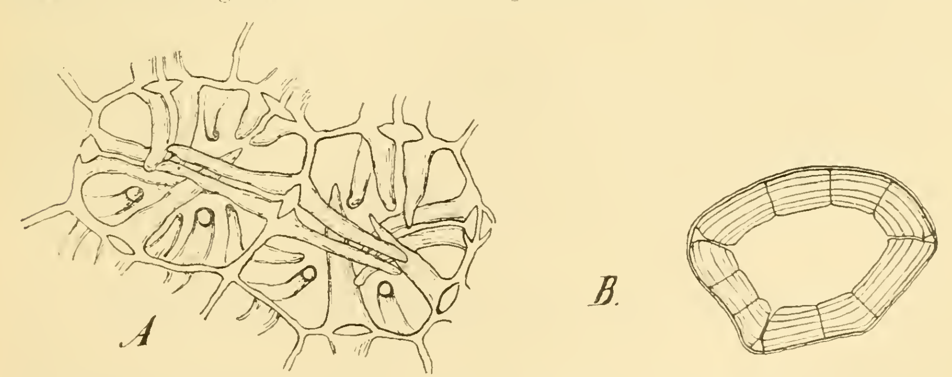


Fig. 166. *Juniperus phoenicea.* Aus dem Querschnitt eines Schuppenblattes.
A zwei Zellen aus dem Transfusionsgewebe mit sehr stark entwickelten Querbalken. B eine der isolierten „Brachysklereïden" aus dem Assimilationsgewebe. 800 : 1. (Orig. Sch.)

beobachteten Fällen trugen vereinzelte, bis 15 Jahre alte Exemplare in den Cevennen an allen Trieben mit Ausnahme der diesjährigen typische Nadelblätter vom anatomischen Bau der Primärblätter (Fig. 164); sie sahen ganz genau so aus,

---

[1]) Collin, E., Summitates Sabinae. Journ. de Pharmacie et de Chimie. 1901. S. 323. Die Angabe Collins, dass die Schuppenblätter alternierend sind oder in 3gliedrischen Wirteln stehen, kann ich nicht bestätigen: ich fand stets dekussate Stellung. (Verf.)

[2]) Lazarski, Beiträge zur vergleichenden Anatomie einiger Cupressaceen. Zeitschrift d. allgem. österr. Apotheker-Vereins. 1880.

wie die Nadeln von *J. communis.* Die diesjährigen Triebe aber zeigten ganz unvermittelt, ohne irgendwelchen Übergang, die typischen schuppenförmigen Blätter. Ein nach Paris verpflanztes Exemplar, das schon Schuppenzweige getragen hatte, liess diese fallen und erzeugte noch 4 Jahre lang Nadeln, dann erst, nachdem es die Folgen der Verpflanzung überwunden hatte, zur Schuppenform zurückkehrend [1]). 2. Im zweiten Fall nadeltragender Exemplare tritt ein ganz anderer Habitus auf: Ein schon 3 m hohes Exemplar in der „Ecole de botanique" des Muséum d'histoire naturelle in Paris zeigt in der Mehrzahl normal beschuppte Zweige, an einzelnen Zweigen aber gehen die Schuppenblätter vom Grunde des Triebes bis zur Spitze allmählich in Nadelblätter über; die obersten sind bis 1 cm lang. Der anatomische Bau dieser Nadeln ist aber ein ganz anderer, als der der Primärnadeln und entspricht vollkommen dem Bau der freien Spitze der Schuppenblätter; Vallot zieht daraus wohl mit Recht den Schluss, dass diese Nadeln nichts anderes sind, als abnorm verlängerte Spitzen eines Folgeblattes [2]).

Der Wuchs des roten Wacholders ist strauchig oder baumartig, im letzteren Fall oft durch die aufgerichteten Zweige und das dunkle Laubwerk einer Cypresse ähnlich; in der Regel wird der Stamm nicht über 2—3 m hoch und 6 cm dick (224), kann aber bis 8 m Höhe und 66 cm Durchmesser erreichen. Die Borke ist braun und löst sich in langen silbergrauen Fetzen ab. Das Holz ist feinringig, zäh und trefflich polierbar, das Kernholz dunkel braunrot, der Splint weiss; es ist harzreich und sehr aromatisch, hat ein spez. Gewicht von 0,77—0,92 [3]), liefert ein gutes Brennholz, treffliche Kohle, und wird auch zu Rebpfählen verwendet [4]).

Die Blüten sind vom Spätherbst bis zum Frühjahr entwickelt, denen von *J. sabina* sehr ähnlich, und meistens zweihäusig, seltener auch einhäusig verteilt. Die männlichen Blüten stehen am Ende längerer, oft bogig gekrümmter Triebe, die weiblichen finden sich am Ende kürzerer Seitentriebe. Die Beerenzapfen stehen aufrecht und reifen im 2. Jahre; sie sind kugelig (bei der var. *turbinata* Guss. eiförmig oder kreiselförmig), glänzend rotbraun, wenig bereift, bestehen meist aus 3 verwachsenen Schuppenpaaren und enthalten 4—9 unregelmässig längliche Samen. Sie haben eine Länge von 6—14 mm (bei den altägyptischen Funden kommen solche von 17 mm Länge vor). Das Fruchtfleisch ist trocken, von holzigen Fasern durchsetzt und Harzlücken führend; es ist ausserordentlich zähe und schwer von den Samen zu trennen [5]). Die ökologischen Verhältnisse von Blüten und Samen stimmen, soweit bekannt, mit denen der verwandten Arten überein.

15. Juniperus sabina L. Stinkwacholder, Sade- oder Sevibaum.

(Bearbeitet von M. Rikli.)

Wie der gemeine Wacholder, so ist auch der Stinkwacholder ein mykotrophes, oligotrophes, sehr stark xerophytisch ausgebildetes Holzgewächs; ja in den beiden letzten Richtungen übertrifft er sogar *Juniperus communis* und selbst

[1]) Diese Tatsache steht in Übereinstimmung mit der allgemeinen Erfahrung, dass vegetative Schädigungen das Auftreten der Jugendform begünstigen (56, S. 148).

[2]) Diese wenig bekannt gewordene Beobachtung Vallots zeigt, dass es „Pseudorückschläge" zur Jugendform geben kann, und dass in jedem Einzelfall die Natur des dem Jugendblatt gleichenden Blattes erst genau festzustellen ist.

[3]) v. Guttenberg in Centralblatt f. d. ges. Forstwesen. Bd. 2. 1876, S. 418.

[4]) Mathieu, Flore forestière. 4. éd. par P. Fliche. Nancy 1897, S. 367.

[5]) de Coincy, Remarques sur le *Juniperus thurifera* et les espèces voisines du bassin de la Mediterranée. Bull. Soc. bot. de France. T. 45. 1898, S. 429.

dessen alpin-arktische Unterart. Er ist nicht nur fakultativ, sondern obligat oligotroph. Mineralarmer, flachgründiger, besonders auch steinig-felsiger Boden sagen ihm sehr zu. Nicht selten wird er zu einer eigentlichen Felsenpflanze. Von der Formation der Panzerföhre (*Pinus leucodermis* Ant.) auf der Rečica in der Prenj-Planina Herzegowinas sagt Günther Beck[1], dass neben *J. sabina* nur noch *J. nana*, *Pinus pumilio*, *Rhamnus fallax* mit der Panzerföhre den steinigen Boden zu besiedeln vermögen; *J. sabina* spielt dabei als Unterholz die wichtigste Rolle. Für das österreichische Litoralgebiet erwähnt Pospichal[2]) ebenfalls als bevorzugte Standorte der *Sabina:* nackte Kuppen, Steilkanten der Randgebirge des Karstes, oft an unzugänglichen Stellen. Für das nördliche Vorkommen in den Schweizer Alpen, auf der Nordseite des Wallensees betonen Wartmann und und Schlatter[3]) speziell das Vorkommen des Sevibaumes auf Felsen, ebenso tritt er im benachbarten Tirol an den hohen Felswänden der Martinswand auf (Dalla Torre[4]). Auch im Kaukasus besiedelt *J. sabina* an der Baumgrenze öfters den kahlen Fels (Radde[5]) und selbst in der Neuen Welt ist er auch oft wieder Felsbewohner, so bei Tadousac an der Einmündung des Sagnenay in den Lorenzstrom[6]). Ob es sich in Amerika wirklich um die gleiche Art handelt, ist immer noch eine umstrittene Frage. Beachtenswert ist jedenfalls für den amerikanischen Stinkwacholder dessen veränderter Wuchs und seine häufige Ansiedelung auf Sandbänken und Dünen, Standorte, von denen *J. sabina* im eurasischen Verbreitungsgebiet nie aufgeführt wird. Soweit der Sevibaum im Waldgürtel auftritt, bevorzugt er Waldblössen, die er oft ganz überwuchert, so z. B. auf dem Velebitgebirge bei Fiume und im Ural.

J. sabina ist ferner eine ausgesprochene Licht- und Sonnenpflanze. Sonnig-heisse Abhänge in Südlage sagen ihr besonders zu. Selbst auf den dürrsten und sonnigsten Abstürzen wuchert sie noch in vollster Üppigkeit; zur Zeit der Mittagshitze verbreiten dann ihre dunklen Gebüsche einen widerlichen, fast betäubenden Harzgeruch.

Christ (**19**) schildert den grossen pflanzengeographischen Gegensatz zwischen den beiden Hängen des streng von Ost nach West gerichteten Findelentales bei Zermatt. Finsterer Alpenwald, ein Gemisch von Arven und Lärchen, mit einem Unterholz von *Rhododendren* und Gletscherweiden, bedeckt den südlichen, nach Norden exponierten Talabhang: eine schwarzgrüne Wildnis, die kein Sonnenstrahl erhellt. Der nördliche Abhang, der nach Süden schaut, ist waldlos, duftende *Sabina* ersetzt hier die jenseits des Gletscherbaches beginnenden, hochnordischen Weidenbüsche, an den steilen Terrassen kleben Roggenfelder, die weissen Töne der Artemisien, des *Hieracium lanatum* machen sich geltend, zahllos stehen die Federkronen der südalpinen *Anemone Halleri* in reifer Frucht und zirpen die Grillen im Ährenfeld. Und von den felsigen nach Süden exponierten Hügeln im oberen Tale von Leuk sagt derselbe Autor: *Juniperus sabina* bedeckt als halbmeterhoher Busch weite Strecken; von der Sonne beschienen erfüllt er die Luft mit betäubendem Aroma, ein Zug, der lebhaft an den tiefen Süden erinnert.

[1]) Beck, Günther, Die Vegetationsverhältnisse d. illyrischen Länder. 1901, S. 359.

[2]) Pospichal, E., Flora des östr. Küstenlandes. Bd. I (1897). S. 29.

[3]) Wartmann B. u. Schlatter, Th., Kritische Übersicht d. Gefässpfl. d. Kantone St. Gallen u. Appenzell. Bericht über die Tätigkeit d. St. Gallischen naturwiss. Gesellsch. 1886/87 (1888). S. 395.

[4]) Dalla-Torre, Östr. bot. Zeitschrift. Bd. 40 (1890) S. 264.

[5]) Radde, G., Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern. 1899, S. 246.

[6]) Northrop, J. J. and Northrop, A. B., Plant Notes from Tadousac and Temisconata county canada. B. Torrey, Bot. Cl. XVII (1890), p. 27—32.

Auch in edaphischer und klimatischer Hinsicht macht sich die Vorliebe unserer Holzart für xerophytische Standorte geltend. Seine reichste Entfaltung erreicht er stets im Kalkgebirge: beinahe nur in diesen Gebieten vermag er andere baumartige Konkurrenten mit Erfolg aus dem Feld zu schlagen und mehr oder weniger reine Bestände zu bilden. Dem Kalk gehören bezeichnenderweise auch seine nördlichsten Vorposten an. Klimatisch bevorzugt die *Sabina* in Mitteleuropa die durch den Einfluss von Seen, durch den Föhn[1]) oder durch Massenerhebung lokal klimatisch begünstigten Länderstriche, sodass ihr Verbreitungsareal, wenigstens an dessen Nordgrenze, sehr zerrissen ist.

Diese Standortsverhältnisse erklären die Vergesellschaftung des Sevibaumes mit Arten südlicher Genossenschaften[2]): dies zeigt sich wieder besonders deutlich im nördlichen Grenzgebiet seiner Verbreitung, so im nördlichen Teil des Kantons Uri, im Gebiet des Vierwaldstättersees und am Wallensee. Mit der *Sabina* finden sich in den Vierwaldstätten (19) *Fumana procumbens*, *Geranium sanguineum*, *Staphylaea pinnata*, *Evonymus latifolius*, *Sarothamnus scoparius*, *Colutea arborescens*, *Coronilla emerus*, *Vicia Gerardi*, *Asperula taurina*, *Artemisia absinthium*, *Sedum hispanicum*, *Lilium bulbiferum*, *Stupa pennata*, *Asplenum adiantum nigrum* und *A. ceterach*. Im Föhnzug des Kt. Glarus treffen wir neben *Juniperus sabina* noch *Evonymus latifolius*, *Coronilla emerus*, *Lilium bulbiferum*, *Asperula taurina* und *Sedum hispanicum*; die letzte ausklingende Spur dieser Zone zeigt noch der Wallensee, wo die *Sabina* mit der zahmen Kastanie, mit *Prunus mahaleb*, *Primula acaulis*, *Cyclamen*, *Parietaria erecta*, *Stupa pennata* und *Sedum hispanicum* auftritt. Im ganzen Gebiet besitzt die *Sabina* mithin dieselben Begleitpflanzen.

Da *J. sabina* hauptsächlich auf den Gesimsen und Terrassen der abfallenden Felsen sich ansiedelt, so ist die von ihr gebildete Formation selten geschlossen; es füllen daher, neben den oben aufgeführten Arten, zahlreiche andere Pflanzen, unter welchen besonders *Compositen* und *Sempervivum*-Arten durch ihre grosse Zahl auffallen, die vom Strauchwerk offen gelassenen Stellen aus. Der Sevibaum tritt als Leitpflanze, als Charakterpflanze oder gelegentlich auch nur als Begleiter folgender Formationen auf:

1. Sabinetum, eine subalpine Strauchformation mit *J. sabina* als vorherrschender Leitpflanze. Nur selten bildet die *Sabina* annähernd reine knieholzartige Bestände, diese sind fast ganz auf die Mittelmeerzone beschränkt, so z. B. in der Herzegowina auf dem Klek bei ca. 1000 m mit *Erica carnea* und *Rhus cotinus*, ferner auf den Felsen des Velebit, südöstlich von Fiume[3]). Ähnliche Vegetationsbilder kehren nach Willkomm[4]) öfters in Spanien wieder. Auf dem bis 1400 m hohen Plateau der Parameras von Molinia de Aragon und Pozodon sind knieholzartig wachsende, bis über 1 m hohe dichtästige Buschbestände von *J. sabina* sehr häufig, ebenso in der Alpenregion der Sierra Nevada.

2. In Krummholzbeständen. *J. sabina* findet sich sehr oft als Nebenbestandteil von Legföhrenbeständen: das Sabinetum muss geradezu als Nebenfacies dieser Formation, in der die *Sabina* das Übergewicht erlangt hat, aufgefasst werden. In der Dinara[3]) ist der Sevibaum hauptsächlich dieser Genossenschaft zuzuzählen, so im liburnischen Karst, im Velebitgebirge, in den Hochgebirgen Herzegowinas, Montenegros und Serbiens. Diese Krummholzbestände

---

[1]) Nach Christ in Schinz, H. und Keller, R., Flora d. Schweiz. I. Teil, 2. Aufl. 1905, S. 18.

[2]) Drude, O., Deutschlands Pflanzengeographie. I. Teil. 1896, S. 272.

[3]) Beck, G., a. a. O. S. 371.

[4]) Willkomm, M., Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der iberischen Halbinsel. 1896. S. 177 u. 253.

bestehen fast stets aus *Pinus mughus* und *P. pumilio*, *Juniperus sabina* und *J. nana*, gelegentlich gesellt sich auch noch *J. communis* dazu, ferner strauchige *Fagus silvatica*, *Rhamnus fallax*, *Rosa alpina*, *Ribes alpinum*, *Genista radiata*, *Erica carnea*, *Arctostaphylos uva ursi*, *Vaccinium myrtillus* und *Lonicera alpigena*.

In der alpinen Region der Sierra Nevada[1]) finden sich ähnliche Vegetationsbilder. Bis zum Gipfel des Pico de las Plazoletas bilden *J. sabina* var. *prostrata* und *Berberis hispanica* Strauchgebüsche, welche sich als dunkelgrüne Flecken vom hellfarbigen Grunde des Hochgebirges abheben. An anderer Stelle sagt Willkomm, dass die niedergestreckte Form der *J. sabina* auch am Südhang der Sierra Nevada mit *J. communis*, *J. nana* und *Berberis hispanica* undurchdringliche Gestrüppe bilde.

3. Als Unterholz in Nadelwäldern. Mit besonderer Vorliebe tritt aber der Stinkwacholder als Begleiter trockener, lichter Kieferwälder auf, so z. B. im Bois de Finge bei Sierre im Wallis; ferner als Charakterpflanze in den *Pinus leucodermis*-Waldungen der Hochgebirge der Dinara; ebenso auch auf der valencianischen Bergterrasse im Becken von Teruel, wo baumförmige Exemplare von *J. sabina* den aus *Pinus laricio* und aus *P. silvestris* bestehenden Waldungen reichlich beigemengt sind. Im mediterranen Bezirk der iberischen Halbinsel, besonders im Quellgebiet des Tajo, bildet *J. sabina* mit den mediterranen Arten *J. phoenicea* und *J. oxycedrus* und mit *Cistus laurifolius* das Unterholz der hauptsächlich aus *Juniperus thurifera* gebildeten „Sabinawälder“[2]), auch im südatlantischen Bezirk ist *J. sabina* wiederum im Unterholz der hier nur aus *Pinus nevadensis* Christ bestehenden Nadelholzwälder reichlich vertreten; zu ihr gesellen sich mediterrane, mitteleuropäische und endemische Sträucher, wie: *J. communis*, *Salix cinerea*, *Quercus ilex*, *Lonicera xylosteum*, *Bupleurum spinosum*, *Berberis hispanica*, *Genista baetica*, *Crataegus monogyna* und *Adenocarpus decorticans*.

4. Bestandteil der Felsenheide, „garide“ (nach Chodat), d.h. sonnverbrannter, flachgründiger Abhänge und Hügel, wo das anstehende Gestein überall zu Tage tritt, das atmosphärische Wasser rasch abfliesst und die Insolation eine ganz gewaltige ist. Die meisten Standorte im Wallis und in den Südalpen gehören dieser Formation an.

5. Bestandteil der Dünenflora. In dieser Formation findet sich *J. sabina* nur in Nordamerika und zwar sowohl am atlantischen Küstensaum, als auch als Begleiter der Litoralflora der grossen Seenplatte, besonders am Michigansee[3]). Die Sandbänke sind oft dicht bedeckt von einem Geflecht von *J. sabina*, *J. communis*, *Arctostaphylos uva ursi*, *Vaccinium vitis idaea*. Diese immergrünen Gewächse siedeln sich hauptsächlich auf der Windseite der Dünen an.

Das Verbreitungsareal des Stinkwacholders ist viel beschränkter als dasjenige des gemeinen Wacholders. Es sind zwei gesonderte Areale zu unterscheiden.

I. Das eurasische Verbreitungsgebiet. Für Europa und Asien ist *J. sabina* eine Gebirgspflanze der montanen und subalpinen, stellenweise aber auch der alpinen Region und zwar hauptsächlich der südlichen Grenzgebirge zwischen dem gewaltigen eurasischen Waldgebiet und dem Mittelmeerbecken einerseits, der zentralasiatischen Gebirgsmasse anderseits. In den Gebirgen der Mittelmeerländer geht unsere Holzart jedoch weit nach Süden, ohne aber Afrika zu erreichen; in der unteren immergrünen Region wird sie durch *J. phoenicea* ersetzt. Den mittel- und nordeuropäischen Gebirgen, wie auch der Arktis fehlt der Sevibaum. Die Nordgrenze wird durch die Linie

[1]) Willkomm, M., Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der iberischen Halbinsel. 1896, S. 177 u. 253.

[2]) Willkomm, M., a. a. O. S. 186.

[3]) Cowles, H. Ch., The ecological relations of the vegetation on the sand Dunes of Lake Michigan. Contributions from the Hall. Botanical Laboratory XIII. Chicago 1899.

Pyrenäen-Alpen-Karpathen-Jailadagh-Kaukasus bestimmt. Im einzelnen gestaltet sich die Verbreitung wie folgt:

a) Iberische Halbinsel[1]). Von der Sierra Nevada bis zu den Pyrenäen (Bourdette[2]) häufig und vielfach Bestände bildend. In den unteren Lagen oft als 3 bis 4 m hoher Baum, an der Baumgrenze als Krummholz und zwar im Süden bis 2700 m ansteigend. Für Europa liegt der Massenzentrum des Stinkwacholders in Spanien.

b) Alpensystem. Von den Seealpen bis nach Oberösterreich sehr disjunkt verbreitet, stellenweise häufig und massenhaft, so z. B. im Wallis[3]), besonders in dessen südlichen Seitentälern; mehr vereinzelt in den Nordalpen und in Graubünden, teils an warmen Gehängen, wie im oberen Saanental und im Val Ferrera, teils als Charakterpflanze der See- und Föhnzone: Vierwaldstättersee, Glarus, Südabfall der Curfirsten. Nach Dalla Torre[4]) ist *J. sabina* in Nordtirol nur von folgenden Stellen bekannt: Oberinntal zwischen Prutz und Finstermünz, Ötztal, Pitztal, im oberen Sillgebiet, Unterinntal, im Zillertal, jenseits des Brenner im Pfitschtal, im oberen Iselgebiet, im Antholz, im Abteital und im Buchenstein, ferner an der Martinswand bei Zirl. Reichlicher ist der Sevibaum in Südtirol vertreten, woselbst er bis ins Pantenatal (Goiran[5]) zwischen dem Gardasee und den Lessiner Bergen vordringt und sich mit *Quercus ilex* vergesellschaftet. Weiter östlich tritt er mehr an einzelnen versprengten Standorten auf; in den bayrischen Alpen nur am Fagstein bei Berchtesgaden, ca. 1800 m hoch und vielleicht ebenfalls wild bei Reichenhall und im Ammergau, sonst aber nirgends. Das gleiche gilt für Kärnten und Steiermark: einzelne Angaben dürften zudem wohl eher auf verwilderte Pflanzen zu beziehen sein. Wild wächst er bei Heiligenblut, Sagritz und Ferbach, sowie auch im Malta- und Malnitzer Seetal (Drude[6]). Der östlichste Standort in den Alpen findet sich in Oberöstreich am Bohatsch; von dieser Stelle ist das Vorkommen schon vom Jahre 1782 bestätigt.

Noch zerrissener ist das Verbreitungsareal von *J. sabina* in den Karpaten. Als seltene Erscheinung sonniger Felsen tritt der Sevibaum im Kalkzug der Pienninen (Pax[7]) auf; er fehlt ganz in den Zentralkarpaten, erscheint dagegen nochmals an einigen Stellen im siebenbürgischen Erzgebirge und am Abhang des Caleanuluistockes gegen die Porta orientalis. Die östliche Grenzlinie verläuft von Klausenburg durch das mittlere Marostal zum Schyll. Die Angaben von Schur und Drude, dass *J. sabina* in Siebenbürgen „eine grosse Zahl von Standorten besitze", beruht, wie Csató, Bielz, Barth und Fronius[8]) gezeigt haben, auf Irrtum.

---

[1]) Willkomm, M. et Lange, J., Prodromus florae hispanicae. Bd. I. 1861, S. 21.

[2]) Bourdette, J., Sur la flore des Hautes Pyrénées. B. S. B. France 1886, S. 254—262.

[3]) Jaccard, H., Catalogue de la flore valaisanne. 1895. S. 404.

[4]) Dalla Torre, Österr. bot. Zeitschr. 1890, S. 264.

[5]) Goiran, A., Sull' inserzione spontanea di una pianta di Quercus Ilex sopra un'altra di platano. Nuovo G. Bot. Ital. XXII. 1890, S. 256/257.

[6]) Drude, O., a. a. O. S. 271.

[7]) Pax, Ferd., Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpaten. Bd. I. 1898, S. 133 u. 194.

[8]) Csató, J., Beiträge zur Verbreitung v. *J. sabina* in Ungarn (ungarisch), Magy Növényt Lapok. Jahrg. IX, 1885, S. 97/99. — Bielz, E., Das Vorkommen u. d. Verbreitung d. Sade-Wacholders in Siebenbürgen. Verh. u. Mitteilung. des siebenbürg. Vereins für Naturwiss. in Hermannstadt. XXXVI, 1886, S. 51—54. — Barth, F., Eine bot. Exkursion ins Hátszegertal. Wie vorige, XXXIII, 1883. — Fronius, F., Zur Charakteristik d. siebenbürgischen Karpathenflora. Jahrbuch d. siebenb. Karpathenvereins I, 1881, S. 124—146.

c) Italien[1]) nur im Alpengebiet und Appenin, mit Hauptverbreitung von 1300—1700 m; auf der eigentlichen Halbinsel ziemlich spärlich.

d) Balkanhalbinsel[2]). Verbreiteter ist *J. sabina* dagegen auf der Balkanhalbinsel, sie folgt den dinarischen Alpen bis weit nach Süden. Noch ziemlich selten im österreichischen Litoralgebiet, gewinnt sie schon in Kroatien an Bedeutung, um besonders in Dalmatien, Herzegowina und Montenegro einen ganz bezeichnenden Bestandteil der Krummholzregion zu bilden. Nach Vukotinovič[3]) wächst bei 1800 m auf dem Kamm des Rišnjak in Kroatien *J. sabina* mit *Pinus pumilio*, *Aster alpinus* und *Rhododendron hirsutum*.

e) Russisches Reich. Für den Jaila-dagh ist das Auftreten einer aus *J. sabina*, *J. nana* und *depressa* bestehenden Wacholderzone über dem Buchengürtel bezeichnend (Ageenko[4]). Als weitere Begleiter dieser Region werden aufgeführt: *Genista albida*, *Cytisus polytrichus* und *Pirus elaeagnifolius* (Rehmann[5]).

Im Kaukasus ist *J. sabina* recht selten. Der Sevibaum gehört hier mit *Sorbus aucuparia*, *Acer pseudoplatanus*, *Ribes petraeum* nur der subalpinen Birkenzone (*Betula alba*) des Rionbeckens an (Sredinsky[6]); so findet er sich an den Msymtaquellen (Radde[7]). Östlich erscheint er im Talysch, am gebirgigen Südwestufer des kaspischen Meeres nochmals. Es ist dies um so beachtenswerter, als dieses Gebiet durch seine Armut an Coniferen ausgezeichnet ist. Die sechs kaukasischen *Juniperus*-Arten sind fast ganz verschwunden, mit Sicherheit sind von Nadelhölzern neben dem Sevibaum nur *J. communis* und *Taxus* nachgewiesen.

Ein isolierter, sehr vorgeschobener Verbreitungsbezirk der *J. sabina* liegt ferner in den Vorbergen des südlichen Ural. (Gandoger, Litwinow[8]). Von ganz hervorragendem pflanzengeographischen Interesse sind jedoch die Vorkommnisse im Gebiet des russischen Flachlandes; dieselben sind auf einige weit auseinander liegende, isolierte grössere oder kleinere Zentren beschränkt und zwar immer als Begleiter von Kiefernwaldungen, wie im Kreidegebirge längs des Donez, auf den Wolgagebirgen, auf der zentralen Anhöhe des Gouvernement Orel und selbst noch auf den silurischen Kalken des baltischen Küstenlandes. Litwinow vertritt die Hypothese, dass diese Standorte als Glazialrelikte zu deuten seien, für den Reliktencharakter spricht auch die Tatsache, dass *J. sabina* in diesen Bezirken mit einer Reihe anderer, seltener, xerophytischer Arten von ähnlicher Verbreitung vergesellschaftet ist. Die Bezeichnung Glazialrelikt scheint uns jedoch nicht zutreffend, den Tatsachen besser entsprechend dürfte für diesen ausgesprochenen Xerophyt die Deutung als Steppenrelikt, d. h. als Florenrestbestandteil aus der postglazialen aquilonaren Periode, sein. Dafür spricht

---

[1]) Arcangeli, Flora italiana. 1882, S. 638. Fiori et Paoletti, Flora analytica d'Italia, vol. I. 1896—1898. S. 30 f.

[2]) Beck, Günther, a. a. O. S. 287/88, 297/98, 359, 371/72.

[3]) Vukotinovič, L. v., Zur Flora v. Kroatien. Östr. bot. Zeitschr. 1877, S. 339—342.

[4]) Ageenko, Die Flora d. Krim. Berichte der St. Petersburger naturforsch. Gesellsch. Bd. XXI, 1890, ebenso Bd. XVIII. 1887.

[5]) Rehmann, A., Über d. Vegetationsformationen d. taurischen Halbinsel u. ihre klimatischen Bedingungen. Verh. d. zoolog.-bot. Gesellsch. in Wien 1875. S. 373—410.

[6]) Sredinsky, N., Umriss d. Vegetation d. Rion-Beckens. Schriften d. neurussischen Gesellsch. d. Naturf. Bd. II, H. 3. Odessa 1874, S. 371—487, russisch. Referat in Just, bot. Jahresber. 1874, S. 1148.

[7]) Radde, G., a. a. O. S. 183 u. 207.

[8]) Gandoger, M., Plantes nouvelles pour la fl. de la Russie. B. S. B. France. vol. 45, 1898, S. 221—235 und Litwinow, Pflanzengeogr. Bemerkungen über die Flora d. europ. Russlands. Bull. soc. nat. Moskau, 1890, Nr. 3 (russisch), ebenso Jahresberichte der kaiserl. Moskauer naturf. Gesellsch. 1893.

auch die Angabe Fedtschenko's[1]), dass *J. sabina* in russisch Turkestan und in Südsibirien wieder verbreitet ist.

Die ganze Verbreitung unserer Holzart im Alpen-System, besonders in den Nord-Alpen und in den Karpathen zeigt diesen Reliktencharakter. Dass *J. sabina* jedenfalls ein sehr alter Typus ist, ergibt sich auch daraus, dass bereits im Keuper Europas Reste einer Pflanze, die dem Sevibaum sehr nahe stand, aufgefunden worden sind (Schimper[2]).

Sämtliche Angaben über das Auftreten der *J. sabina* in der mitteldeutschen Gebirgsschwelle, wie z. B. diejenigen aus der Eifel, aus dem Harz etc. beziehen sich dagegen nur auf verwilderte Pflanzen. (Hallier, E.,[3]) Goiran).

Für das eurasische Gebiet ergeben sich folgende Daten über die Höhenverbreitung des Stinkwacholders:

	Tiefste Standorte.	Höchste Standorte.
Iberische Halbinsel (Willkomm)	1200 m (Parameras von Molinia)	ca. 2700 m (Sierra Nevada)
Wallis (H. Jaccard)	500 m	2500 m (Findelen)
Curfirsten (Baumgartner) . .	1500 m	1700 m (Schröter)
Bayerische Alpen	—	ca. 1800 m (ob. Berchtesgaden)
Dinara (G. Beck)	984 m (Velebit)	ca. 2300 m (Dumitor)
Siebenbürgen (Fronius) . . .	800 m	1200 m (?)
Krim: Jaila-dagh	1000 m (Rehmann)	ca. 1700 m (Ageenko)

II. Das nordamerikanische Verbreitungsgebiet[4]). *J. sabina* ist in Amerika hauptsächlich eine Pflanze der Litoralgebiete der atlantischen Küste vom südlichen Kanada durch Neu-Schottland, Maine bis in die Gegend von New York, sowie der Tiefländer des Mississippibeckens, so besonders um die grosse Binnenseenplatte, ferner im Staate Wyoming (Nelson[5]); sie geht dann bis in die Vorberge und in die Waldregion der Rocky Mountains von Britisch-Columbia bis in die schwarzen Berge und in die Badlands von Süddakota (Thompson[6]).

Die Keimungsgeschichte von *J. sabina* ist nicht näher verfolgt. Wir wissen nur, dass die Art ausgesprochen heterophyll ist, indem die jungen Pflanzen bis etwa zum zehnten Jahr nur nadelförmige, spitz abstehende Blätter tragen (**95**). Diese Jugendform weist darauf hin, dass der Stinkwacholder wohl auch von paläophytischen, Nadelblätter tragenden Coniferen abzuleiten ist (Strasburger). Auch an ausgewachsenen, besonders an kultivierten Exemplaren werden an einzelnen Zweigen öfters mehr oder weniger nadelförmig ausgebildete Blätter be-

[1]) Fedtschenko, B., Note sur les conifères du Turkestan-Russe. Bull. herb. Boissier. VII, 1899, S. 185—197.

[2]) Schimper, Palaeontologie végétale 1874.

[3]) Hallier, E., Floristische Bemerkungen in der Umgegend von Halle a. S. Bot. Monatsbl. 1885.

[4]) Britton and Brown, Illustrated flora of the Northern States and Canada vol. I, 1896, S. 60.

[5]) Nelson, A., Wyoming Junipers. Bot. Gaz. XXV, 1898, S. 196—199.

[6]) Thompson, M. A., The Flore of the Block Hills. A. Gr. B., Nr. 7, 1894. S. 37, 38.

obachtet, die als Rückschläge zur Stammform zu deuten sind. Im Hof der Sternwarte von Zürich fand sich ein Exemplar mit dimorpher Ausbildung der Blätter: neben normalen Schuppenblättern zeigte dasselbe stets auch Zweige mit Nadelblättern (leg. C. Schröter).

Der Wuchs des ausgewachsenen Sadebaumes ist sehr vielgestaltig. Meist tritt er strauchartig als kriechendes Knieholz auf, dessen mehr oder weniger ausgebreitet niederliegendes Astwerk an den Enden wieder legföhrenartig aufstrebt (2). Durch diese Wuchsform kann er in lückigem Bestande als Bodenschutzholz eine nicht zu unterschätzende wirtschaftliche Bedeutung besitzen (30). Nicht häufig ist das Auftreten als Grossstrauch und geradezu selten wird er als kleiner Baum von 3—5 m Höhe angetroffen. Solche baumartige Exemplare werden gelegentlich für *J. phoenicea* gehalten. Eine viel umstrittene Frage war in dieser Hinsicht die Deutung eines berühmten baumartigen Wacholders aus der Sektion *Sabina* bei Grenoble. Während Coincy[1]) ihn für näher verwandt mit *J. thurifera* L., dem er als var. *gallica* anzugliedern wäre, erklärte, zeigte L. Vidal[2]), dass derselbe nur ein aussergewöhnlich grosses Exemplar von *J. sabina* ist. In Kultur vermag der Stinkwacholder gelegentlich sogar noch stattlichere Gestalt anzunehmen. Matthieu[3]) erwähnt als Maximalmasse eine Höhe von 12 m und einen Stammumfang von 2—3 m. Seitdem jedoch der Wirtswechsel der Uredinee *Gymnosporangium Sabinae* Winter, dessen Teleutosporengeneration an den Zweigen des Stinkwacholders sehr auffällige krebsartige Zweigverdickungen erzeugt, aus denen die gallertigen, braunroten, kegel- bis zäpfchenförmigen, öfters kammförmig geteilten Stromata hervorwachsen und deren Aecidien den bekannten Gitterrost der Birnbäume (*Roestelia cancellata* Rebent.) verursachen, bekannt geworden ist, ist in vielen obstbautreibenden Gegenden die Entfernung des Sevibaumes durch Flurgesetze angeordnet worden, so dass *J. sabina* in manchen Gegenden Mitteleuropas als Zier- und Anlagenbaum recht selten geworden ist.[4])

Der baumartige Stinkwacholder bildet meistens einen kurzen, schräg aufsteigenden, knorrigen Stamm und eine unregelmässige, dicht buschig verzweigte Krone mit zahlreichen kürzeren und längeren, abstehenden Ästen; in dieser Ausbildung nimmt er sich besonders zwischen Felsen sehr malerisch aus. Seltener ist der als Gräberschmuck beliebte Säulen-Sadebaum. Von der Form einer schlanken, dunkelgrünen Säule, erinnert er habituell an den irländischen Säulenwacholder. Sehr dekorativ wirkt auch eine aus Holland stammende, mehrere Meter hohe Form, deren schlanke Äste zypressenähnlich schräg aufwärts streben (2).

Das homogene Holz ist entsprechend seinem langsamen Wachstum sehr feinringig und ausserordentlich dauerhaft (30), dabei aber doch weich, so dass es

---

[1]) Coincy, de, Sur le Juniperus sabina v. arborea des environs de Grenoble Bull. soc. bot. Fr. XLIV. 1897. S. 231.

[2]) Vidal, L., Note sur un genévrier des environs de Grenoble. Bull. soc. bot. Fr XLIV. 1897. S. 51.

[3]) Matthieu, A., Flore forestière, éd. IV. 1897. S. 519.

[4]) Siehe: 1. Goeppert, Der Rost des Birnbaumes. Hamburger Garten- u. Blumenzeitung. 1874. Heft 3. S. 124.
2. Cramer, C., Über den Gitterrost der Birnbäume. Schweiz. landwirtsch. Zeitsch. 1876. Jahrg. IV. Nr. 7/8.
3. Tubeuf, K. v., Pflanzenkrankheiten, durch kryptogame Parasiten verursacht. 1895. S. 408 ff.
4. Hartig, R., Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten. 1900. S. 150 ff.
5. Fischer, Ed., Die Uredineen der Schweiz. Bd. II. Heft 2 der Beiträge der Kryptogamenflora der Schweiz. 1904. S. 394—397.

sich nach allen Richtungen leicht schneiden lässt. Der spärlich vorhandene weisse Splint hebt sich scharf vom lebhaft bläulichroten Kernholz ab; da jedoch die Färbung unter dem Einfluss des Lichtes sich bald verliert, so ist dieser Unterschied nur beim frischen Holz zu sehen. Als Densität wird 0.461—0.566 angegeben. Auffallend ist auch der angenehme, starke und lang anhaltende Geruch (Matthieu a. a. O.). Die zuerst aschgraue, dann gelbbraune und endlich rötliche Rinde bildet später eine blätterig-faserige Borke.[1])

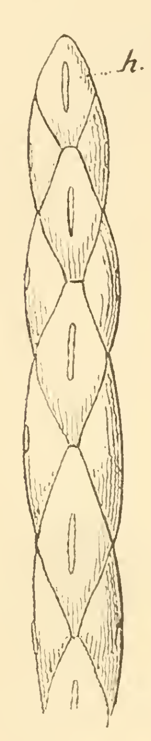


Fig. 167. *Juniperus sabina.* Zweig mit kreuzweise gegenständigen Schuppenblättern besetzt; bei h der höckerförmige Ölbehälter. 12 : 1. (Orig. Rikli.)

An den reichlich verzweigten, stark besenförmig verlängerten Ästen stehen die vorwiegend schuppenartigen, meistens kreuzweise gegenständigen, immergrünen Blätter, dicht-dachziegelig; so entstehen vier rechtwinklig von einander divergierende Geradzeilen (Fig. 167). Nur an üppig aufschiessenden Zweigen werden gelegentlich Dreierquirle beobachtet[2]), ein Verhalten, das stellenweise bei der baumförmigen, mediterranen *Sabina* konstant geworden zu sein scheint, so z. B. bei der var. *tamariscifolia* Ait. (2). Die Schuppenblätter (Fig. 167) sind in frischem Zustand dunkelgrün; eine Form (*f. variegata hort.*) mit ziemlich gleichmässiger und beständiger, bunt-gelblichweisser Beschuppung wird gelegentlich in Gärten angetroffen. Die nur 1—2.5 mm langen, länglich-rautenförmigen bis rhombisch-lanzettlich zugespitzten oder beinahe stumpfen Einzelblätter sind 2—3 mal so lang als breit. Die flache bis schwach konkave Innen(Ober)-seite ist mit dem Stengel mehr oder weniger verwachsen und mit zwei weisslichen Wachsstreifen versehen. Die Spaltöffnungen (Fig. 168) treten nur innerhalb dieser Wachsbelege auf (95). Die Aussen(Unter)-seite ist dagegen etwas vorgewölbt und meistens ohne Stomata, ungefähr in ihrer Mitte sieht man als länglichen, bei frischem Material glänzend-gelben Höcker den grossen Ölbehälter durchschimmern. Anatomisch (Fig. 169) zeigt das Blatt zentrischen Bau. In der Cuticula finden sich Einlagerungen von Oxalatkristallen.[3]) Auf die dickwandige Epidermis folgt ein so stark verdicktes, meist ein-, stellenweise auch zweischichtiges Hypoderma, dass dessen Lumina punktförmig erscheinen. Diese subepidermalen Bastzellen treten jedoch nur auf der Blattunter(Aussen)-seite auf. Das Assimilationsgewebe lässt peripherische, mehr oder weniger radial angeordnete Palissaden und ein aus rundlichen oder polygonalen bis etwas gestreckten Zellen bestehendes, reichlich von Hohlräumen durchsetztes Mesophyll unterscheiden. Querschnitte zeigen, dass in den basalen Teilen der Blätter keine Gefässbündel verlaufen, nur in der freien Spitze werden kleinere Bündel angetroffen; so ist das Leitungssystem auf das zentrale, dem Stengel angehörige Gefässbündel beschränkt. Der weite Harzgang wird von zahlreichen schmalen, langgestreckten



Fig. 168. *Juniperus sabina.* Querschnitt durch eine Spaltöffnung. 300 : 1. (Orig. Brutschy.)

[1]) Berg, O. C. u. Schmidt, C. F., Atlas der offizinellen Pflanzen. Bd. IV. 1902. S. 60.

[2]) Schumann, C., Praktikum für morpholog. u. systematische Botanik. 1904. S. 353.

[3]) Klemm, P., Über den Bau der beblätterten Zweige der Cupressineen. Diss. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 17. 1886. S. 498–540. Taf. XXVIII—XXXI.

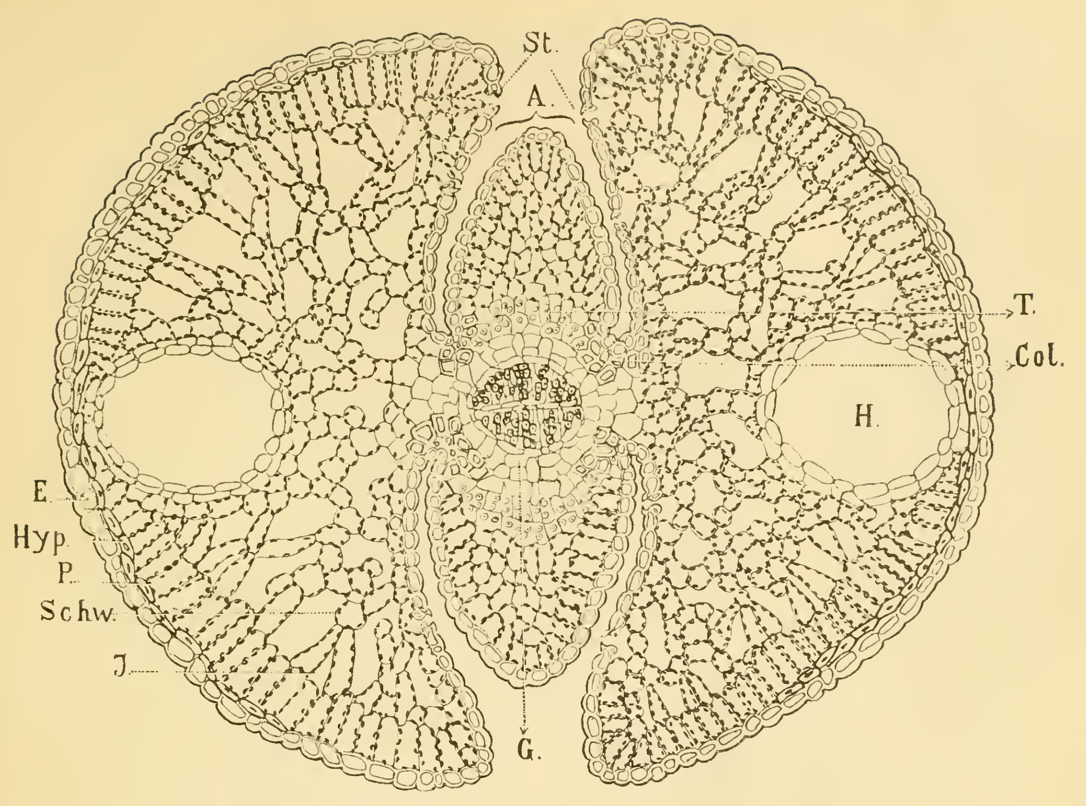


Fig. 169. *Juniperus sabina.* Querschnitt durch einen Zweig mit daran sitzenden Schuppenblättern.
A Basis des nächstfolgenden dekussierten Schuppenpaares, Col Collenchym, E Epidermis, G Gefässbündel des Zweiges, H Harzkanal, J Interzellularräume, Hyp Hypoderma, P Palissadengewebe, Schw Schwammgewebe, St Spaltöffnungen, T Transfusionsgewebe. 100 : 1. (Orig. Rikli.)

Epithelzellen ausgekleidet. Vergleichen wir diesen Blattbau mit demjenigen des nahe verwandten mediterranen *J. phoenicea*, so bleibt — wie bereits Kerner hervorgehoben — durchaus rätselhaft, weshalb *J. phoenicea* nicht ebenso gut wie der Sevibaum in der Knieholzregion der Alpen, wo der Boden oft monatelang gefroren und die Vegetation unter Schnee begraben ist, auftritt. Wir müssen daher wohl annehmen, dass das verschiedene Verhalten der beiden Arten gegenüber niederen Temperaturen auf eine verschiedene Konstitution des Protoplasmas zurückzuführen ist.

Neben den Schuppenblättern kommen besonders an jüngeren Sträuchern, aber auch an älteren Trieben, hauptsächlich bei kultivierten Exemplaren, grössere und mehr nadelförmige Blätter vor (Fig. 170). Dieselben sind schmal-lanzettlich, 3—9 mm lang, etwas herablaufend, sie besitzen eine lange, drüsentragende Mittelfurche und endigen in eine mehr oder weniger abstehende, kräftig pfriemenförmige Stachelspitze. Im Gegensatz zu den Nadelblättern von *J. communis* sind sie nicht gegliedert. — An Zweigspitzen werden hin und wieder grössere, knospenartig zusammenneigende Nadeln

Fig. 170. *Juniperus sabina.* Zweig mit grösseren, fast nadelförmigen Blättern besetzt; h der höckerförmige Ölbehälter. 4 : 1. (Orig. Rikli.)

beobachtet. Es ist eine durch den Stich einer Gallmücke verursachte krankhafte Missbildung, ähnlich der, wie sie oft bei der Eibe angetroffen wird.[1])

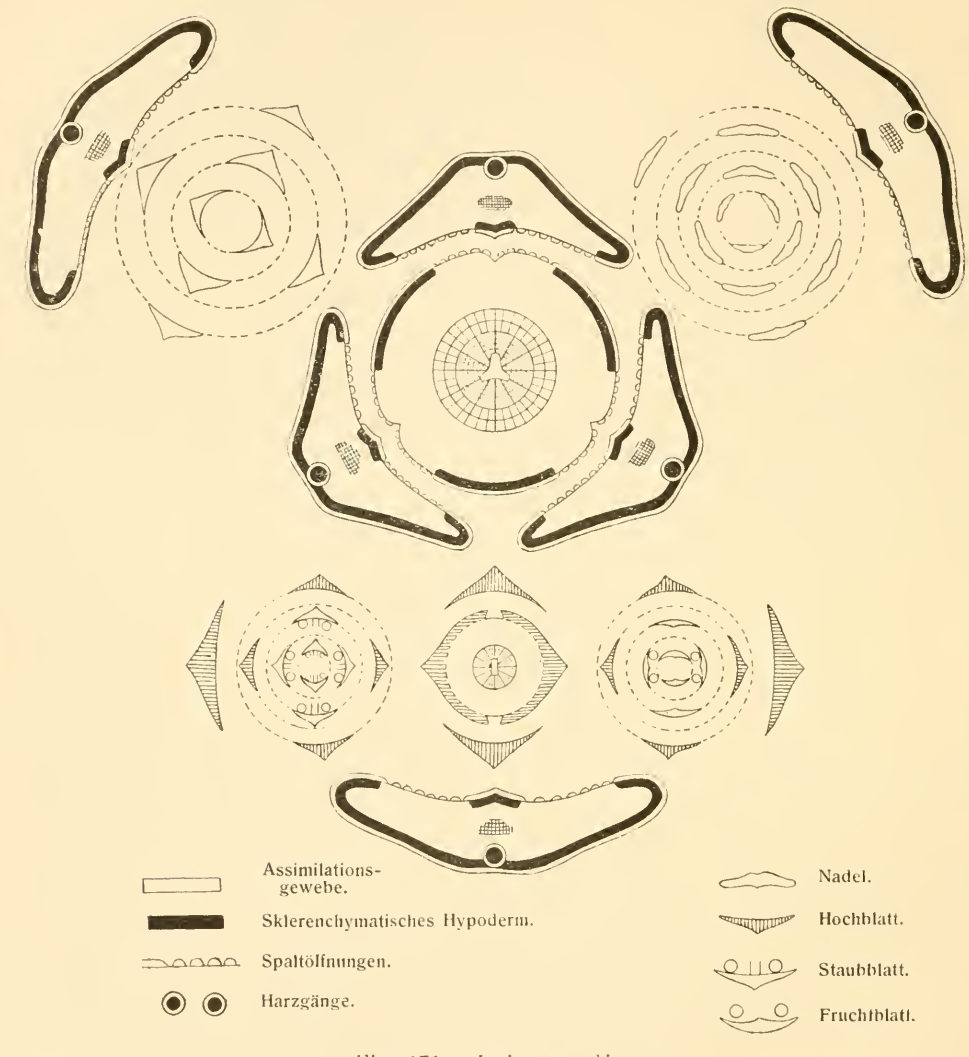


Fig. 171. *Juniperus sabina.*

Synoptisches Diagramm eines Sprosssystemes, Nadel- und Schuppenspross männliche und weibliche Blüten willkürlich kombiniert. (Orig. Schröter.)

Es sind zwei dreigliedrige Wirtel eines starken nadeltragenden Triebes dargestellt. In der Achsel der linken oberen Nadel steht ein schuppentragender Achselspross, in der Achsel der Nadel rechts oben ein nadeltragender Achselspross; die untere Nadel trägt einen Schuppenspross mit einer männlichen und einer weiblichen Blüte.

Die Lebensdauer der Blätter ist nicht sehr lang, schon im dritten Jahre werden sie durch die Bildung der rotbraunen, dünnblätterigen Borke abgeworfen.[2]) Die Blätter und Zweige verbreiten, besonders gerieben, einen widerlichen, harzig-

---

[1]) Thomas, Fr. A. W., Alpine Mückengallen. Verh. d. k. k. zoolog.-bot. Gesellsch. in Wien. Jahrg. 1892. S. 356—376.

[2]) Schumann, C., Praktikum für morpholog. u. systematische Botanik. 1904. S. 853.

narkotischen Geruch und besitzen einen bitteren, brennend-kampherartigen Geschmack, der durch den Gehalt eines giftigen, scharf ätherischen Riechstoffes, des Sabinaöls (Oleum Sabinae), welches mit dem Terpentinöl gleiche chemische Zusammensetzung hat[1], bedingt wird. Am giftigsten sind die frischen Zweige, weniger stark wirkt das trockene Kraut.[2]) Der wichtigste Bestandteil ist das Sabinol, ein Alkohol $C_{10}H_{15}OH$, der teils frei, teils an Essigsäure und zwei unbekannte Säuren gebunden ist. Ausserdem enthält das Öl noch Diacetyl $(CH_3CO)_2$, Sabinen $C_{10}H_{16}$ und wahrscheinlich auch Pinen, ferner einen Körper von Aldehyd- oder Ketonnatur; das spez. Gewicht ist 0,910—0,930.[3]) Symes gibt dagegen für englisches Sabinaöl ein spez. Gewicht von 0,927, für fremdes Öl ein solches von nur 0,884 an. Das Rotationsvermögen des ersteren beträgt — 30,28, des letzteren + 10,53.[4]) Herba Sabinae enthält bis 4 % des ätherischen Öls[5]), welches durch Dampfdestillation gewonnen wird. Dasselbe wird schon in der Taxordnung der Stadt Frankfurt a. M. vom Jahre 1587 erwähnt. Das Rohmaterial des in Deutschland verwendeten Sabinaöls stammt meistens aus Tirol.[6]) Sechs Tropfen des reinen Öls bedingen beim Menschen schon Vergiftungen.[7])

Fig. 172. *Juniperus sabina.* Männl. Brachyblast, unten aus Schuppenblättern, oben aus Staubblättern bestehend. A von aussen, B im Längsschnitt. 12 : 1. h Öldrüse, T Connectiv, P Pollensack. (A Orig. Rikli, B nach Berg u. Schmidt.)

J. sabina ist eingeschlechtig, in einzelnen Gegenden vorherrschend monöcisch, in anderen diöcisch. Die männlichen und weiblichen Blüten beschliessen kurze, mit dekussierten Blattschuppen besetzte Zweiglein, sog. Brachyblasten (Fig. 172 A, 174 A), und stimmen im wesentlichen, auch hinsichtlich des Bestäubungsvorganges, mit denen von *J. communis* überein. Die Anthese erfolgt im April oder Mai. Der männliche, stumpf-ellipsoidische, 2—7 mm lange Blütentrieb (Fig. 172) besteht im unteren Teil aus 3—5 sterilen Schuppenpaaren, es folgen 10—14 ebenfalls kreuzgegenständige Sporophylle. Jedes Sporophyll entspricht einem Staub-

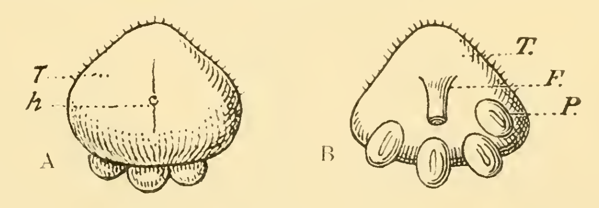


Fig. 173. *Juniperus sabina.* Ein Staubblatt, A von oben, B von unten gesehen. h Öldrüse, F Filament, T Connectiv, P Pollensack. 20 : 1. (Orig. Rikli).

[1]) Müller, C., Medizinalflora. 1890. S. 135/136.

[2]) Kobert, R., Lehrbuch der Intoxikationen. Stuttgart. 1893. S. 360.

[3]) Fischer, B. u. Hartwich, C., Hagers Handbuch der pharmaceutischen Praxis. Breslau. 1902. Bd. II. S. 763—766.

[4]) Symes, C., The polarimeter and its use in pharmacy. Year Book of pharmacy. S. 454—468.

[5]) Gilg, E., Pharmakognosie. Berlin 1905. S. 24.

[6]) Wiesner, Rohstoffe des Pflanzenreiches. Bd. II. S. 575.

[7]) Lewin, L., Lehrbuch der Toxikologie. 1897. S. 400.

blatt (Fig. 173). welches wie ein kleines Schildchen aus einem sehr kurzen, zentralständigen Filament und dem kreis-rundlichen oder stumpf-dreieckig abgerundeten, am Rande öfters feinwimperigen Konnektiv besteht. In ihrer Mitte trägt die Schildschuppe eine Öldrüse.[1]) Am Konnektiv sitzen 2—4 länglich-



Fig. 174. *Juniperus sabina.*
A Weiblicher Brachyblast mit 4 Fruchtblättern, von denen 3 Samenanlagen tragen. 15 : 1.
B Längsschnitt durch eine weibliche Blüte. 40 : 1. c Fruchtblätter, o Samenanlagen.
(Nach Berg u. Schmidt.)

eiförmige Pollensäcke. welche sich introrś durch einen meist etwas schief stehenden Längsspalt öffnen. Der Pollen ist kugelig und glatt.

Die weiblichen, 3—6 mm langen Brachyblasten (Fig. 174) sind zur Blütezeit zwar aufrecht (**102**), aber später im Gegensatz zu den aufrechten weiblichen Sprossen von *J. virginiana* L. hakenförmig nach unten gekrümmt; sie beginnen mit 3—8 dekussierten Schuppenpaaren und schliessen in der Regel mit vier gelblichen. etwas grösseren, zur Blütezeit sternförmig spreizenden Fruchtblättern ab. Die Carpelle tragen am Grunde je eine Samenanlage; selten findet man zwischen ihnen in der Mitte ein kleines keulenförmiges Körperchen. die Fortsetzung der Blüten-

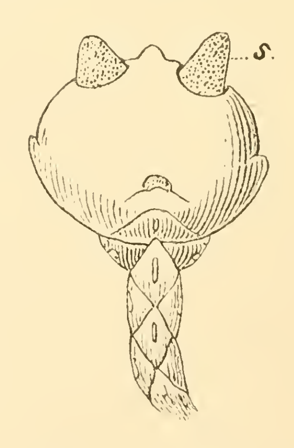


Fig. 176. *Juniperus sabina.* Beerenzapfen mit oben frei liegenden Samen S; var. *gymnosperma* Schröt. 5 : 1. (Orig. Rikli.)

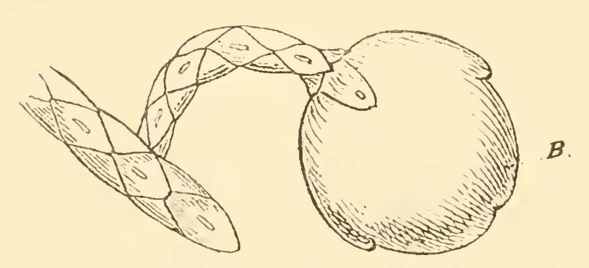


Fig. 175. *Juniperus sabina.* Zweigchen mit einem reifen Beerenzapfen B. 5 : 1. (Orig. Rikli.)

achse (68). Bei normaler Entwicklung besitzt somit die „Blüte" 4 Samenanlagen. oft erfolgt aber ein Ausfall, so dass meist nur 3 oder 2, selten sogar nur ein einziger Samen, der alsdann eine terminale Stellung einnimmt, zur Entwicklung gelangt. Indem bei der Reife sich die Fruchtblätter durch interkalares Wachstum ihrer Basis aufrichten und fleischig werden, bedecken sie die Ovula; so entsteht der B e e r e n z a p f e n (Fig. 175). Eine Spielart mit offenen

[1]) Müller, C., Medizinalflora. 1890. S. 135/136.

Beeren, bei der die Samen somit mehr oder weniger vorragen, wurde von C. Schröter am 31. Mai 1903 in Wallis am Weg von Visp nach Visperterbinen, zwischen 1000 und 1300 m, gesammelt und als Ius. *gymnosperma* bezeichnet[1] (Fig. 176). Diese Abweichung wurde auch von Brügger[2]) bei Trimmis bereits i. J. 1871 gesammelt. Durch vier kleine, höckerige Spitzchen ist auch am reifen Beerenzapfen die Entstehung desselben aus vier Fruchtblättern erkenntlich.

Die in wärmeren Gegenden bereits im Herbst nach der Anthese, meistens jedoch erst im Frühling des folgenden Jahres ausgewachsenen, erbsengrossen, blauschwarzen und glaukbereiften Beerenzapfen sind kugelig oder schwach dorsiventral abgeplattet, 5—7 mm lang und 5—8 mm breit. Im grünen Fleisch stecken 1—4 eiförmige Samen, deren Bau gegenüber denjenigen von *J. communis* keine wesentlichen Unterschiede zeigt. Die reifen Beerenzapfen enthalten, wie die Zweige, das giftige Sabina-Öl und sind, wie die Zapfen des Wacholders, der endozoischen Verbreitung durch Vögel angepasst, mögen wohl auch vorzugsweise von Drosselarten verzehrt werden.

2. Klasse. **Gnetales.**

3. Familie. **Gnetaceae.**

Wichtigste spezielle Literatur:[3])

1. Bonnet, E. Note sur les Ephedra de la flore française. Bull. de la soc. bot. de France. T. 24. 1877. S. 116—124.
2. Evans, W. H. The stem of Ephedra. Botan. Gazette. Vol. 13. 1888. S. 265—268.
3. Jaccard, P. Recherches embryologiques sur l'Ephedra helvetica. Bull. de la soc. vaudoise des sc. nat. T. 30. Nr. 114. 1894. S. 46—84.
4. Ross, H. Beiträge zur Kenntnis des Assimilationsgewebes und der Korkentwickelung armlaubiger Pflanzen. Dissert. Freiburg i. B. 1887.
5. Stapf, O. Die Arten der Gattung Ephedra. Denkschriften der Kais. Akad. d. Wiss. Mathem.-Naturw. Klasse. Bd. 56. Abt. II. 1889. S. 1—112.
6. Strasburger, E. Die Bestäubung der Gymnospermen. Jenaische Zeitschr. Bd. 6. 1871. S. 249—262.
7. — — Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena 1872.

8. Gattung **Ephedra L.** (Bearbeitet von Kirchner.)

16. Ephedra distachya L. Meerträubel.

Zusammen mit ihrer Unterart *E. helvetica* C. A. Meyer ist *E. distachya* im südlichen Grenzbezirk unseres Florengebietes eine Vertreterin der im allgemeinen die Steppen- und Wüstengebiete von Nordafrika, Europa, Asien und Amerika bewohnenden Gattung. Es ist ein autotrophes, blattloses, strauchiges Rutengewächs, das eine sehr weitgehende Anpassung an ein exzessives Klima zeigt und mit seinen starren, gebüschelten, schlanken Zweigen im Aussehen an einen Schachtelhalm erinnert. Die Art kommt an sandigen und felsigen Standorten vor, aber trotz der augenscheinlichen Herabsetzung der Transpirationsgrösse ihrer Sprosse durch deren verringerte Oberfläche und xerophytische Struktur doch nur an solchen Örtlichkeiten, wo die Wurzeln entweder auf sandigem Boden Wasser

[1]) Belegexemplar im Herb. helveticum des eidg. Polytechnikum.

[2]) Ber. d. schweiz. botan. Gesellsch. XIII, 1903. S. 117. XIV, 1904, S. 115.

[3]) Vergl. die allgemeine ökologische Literatur S. 24 ff., im folgenden Text mit fetten Ziffern zitiert.

zu erreichen, oder auf felsigen Plätzen es aus Spalten und Ritzen herbeizuschaffen vermögen (19, 5).

Die geographische Verbreitung der Art erstreckt sich über mehr als 30 Breitengrade und 110 Längengrade von den europäischen Küsten des westlichen Mittelmeerbeckens bis zur Nordküste des Schwarzen Meeres, im Stromgebiet des Kaspischen Meeres nördlich bis zum 53. Grad n. Br. und in die nordturanischen und südsibirischen Steppen mit stellenweisem Übergreifen nach Süden bis in das sibirische Bergland und nach Norden bis in die Polarregion. Im Gebiet findet sich die Hauptart nur an wenigen Stellen in Südtirol und Friaul, die Unterart *helvetica* nur im Rhonetal im Kanton Wallis (5). Hier bildet die Pflanze mit *Artemisia valesiaca*, *Sempervivum*, *Stupa*-Arten und der eingebürgerten *Opuntia vulgaris* eine höchst charakteristische, fremdartig anmutende Genossenschaft auf der Walliser Felsheide (19), auf den sonnenverbrannten Felsgehängen der Talböschungen und der isolierten Felshügel von Folaterres bei Martigny bis Siders.[1])

Die Keimung der Samen (Fig. 177) wird durch Aufnahme von Wasser durch den engen, in der Samenschale befindlichen Kanal an der Spitze des Samens eingeleitet; dann streckt sich das Keimwürzelchen und schiebt die Kernwarze mit dem dieselbe umgebenden obersten Teil des inneren Integumentes vor sich her in die obere Öffnung der Samenschale. Nun reisst diese von der Spitze her, meist zweiklappig, auf, die Kernwarze wird durchwachsen oder zur Seite geschoben, die Samenhülle und das innere Integument vom Keimwürzelchen durchbrochen, und dieses wendet sich abwärts, um in die Unterlage einzudringen. Das Hypokotyl und die beiden Kotyledonen strecken sich rasch, wobei der Same bald im Boden stecken bleibt, bald über denselben emporgehoben wird (5). Welcher von beiden Fällen eintritt, das scheint davon abzuhängen, ob je nach der Lage des Samens im Boden die Kernwarze von der sich streckenden Wurzel durchwachsen oder zur Seite gedrängt wird; findet ersteres statt, so bildet die Kernwarze eine röhrige Scheide um die Basis der Wurzel und scheint zur Befestigung des Samens im Boden zu dienen, während im zweiten Falle die Samenschale in die Höhe gehoben wird und noch einige Zeit auf der Spitze der sich streckenden Kotyledonen sitzen bleibt (125). Wenn der Same bei der Keimung im Boden bleibt, so bildet die Basis der Kotyledonen mit dem Hypokotyl eine aufrechte, über die Bodenoberfläche emportretende Schleife, und die Kotyledonen werden allmählich aus der Samenschale herausgezogen, nachdem die im Endosperm abgelagerten Reservestoffe ausgesaugt worden sind. Die von Strasburger (7) geschilderte doppelte Durchbrechung der Samenhülle — durch die Wurzel nach unten und durch die Basis der Kotyledonen nach oben — kommt nach Stapf nur ausnahmsweise und zufällig vor. Im wesentlichen geht also die Keimung

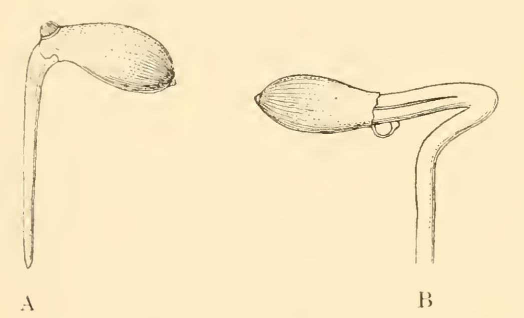


Fig. 177. *Ephedra helvetica.*
Keimende Samen nach Entfernung der Samenschale.
A das Keimwürzelchen ist aus dem von einer Nuzellushülle mit der Nuzellarwarze umgebenen Endosperm hervorgetreten. B Herausziehen der beiden Kotyledonen aus dem Endosperm. 5 : 1. (Orig. K.)

[1]) Jaccard, H., Catalogue de la flore valaisanne. Neue Denkschr. d. Schweiz. naturf. Ges. Bd. 34. (Basel, Genf, Lyon 1895.) S. 403.

ebenso vor sich, wie bei den Coniferen, und nach dem ersten Dikotyledonentypus von Klebs (101); wahrscheinlich besitzen die Keimlinge auch die Fähigkeit, bei Lichtabschluss zu ergrünen, da dies wenigstens für andere *Ephedra*-Arten (*E. campylopoda* und *E. altissima*) von Burgerstein[1]) beobachtet worden ist.

Nach dem Freiwerden von der Samenschale breiten sich die beiden Kotyledonen auseinander und fungieren als erste und zugleich einzige Assimilationsblätter, wobei sie noch wochenlang weiter wachsen. Sie sind von linealischer Gestalt, oberseits leicht rinnig, glatt, bläulichgrün, etwa 1 mm breit und können bis 40 mm und darüber lang werden. Sie besitzen 2 ungefähr in der Mitte verlaufende, einander genäherte Gefässbündel, deren Blattspuren die 4 das Hypokotyl durchziehenden Gefässbündel bilden. Mechanisches Gewebe zeigen die Kotyledonen nicht, ihr Assimilationsparenchym besteht aus anfänglich nahezu isodiametrischen Zellen, die sich später in die Länge strecken; die Epidermis führt ringsum Spaltöffnungen. Nach Entfaltung der Kotyledonen beginnt die bis dahin sehr kleine Stammknospe sich weiter zu entwickeln, und es strecken sich rasch die untersten

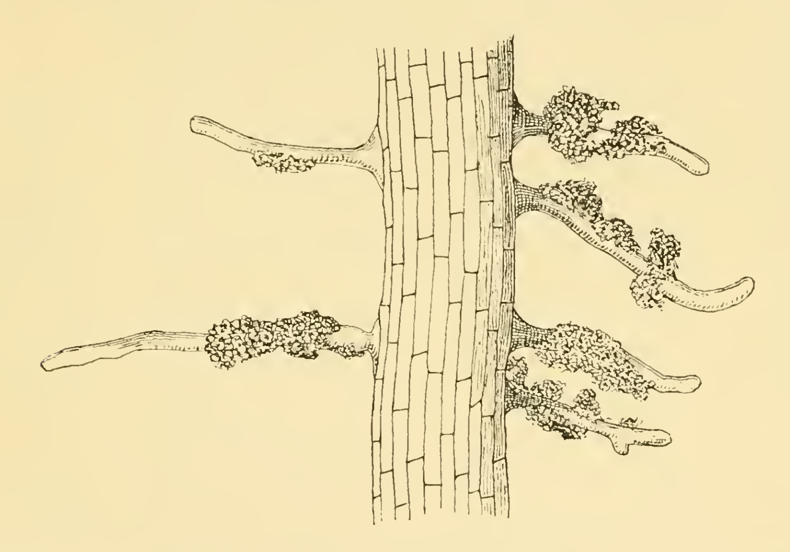


Fig. 178. *Ephedra distachya.* Wurzelstück mit Wurzelhaaren. 80 : 1. (Orig. K.)

Internodien des jungen Stengels, welcher von abwechselnden Blattpaaren besetzt ist, die schon vom untersten Paare an die später an der ganzen Pflanze auftretende Reduktion zu scheidig miteinander verwachsenen kleinen Schuppen aufweisen. Das unterste Internodium pflegt 9—13, das folgende 13—15, das dritte 18—22 mm lang zu werden. Schon in den Achseln der Kotyledonen werden Achselknospen angelegt, welche sich sogleich weiter entwickeln und fast ebenso stark werden, wie der Haupttrieb. Wenn dieser einige Zentimeter lang geworden ist und auch an ihm Achselknospen sich ausgebildet haben, so verwelken die Kotyledonen und fallen ab (125. 5. 7). Damit ist das Jugendstadium der Pflanze bereits beendet.

Die Keimwurzel, in welche der Hypokotyl übergeht, ist bis zum Abfallen der Kotyledonen ganz oder fast unverzweigt. Sie enthält ein diametraldiarch angelegtes Gefässbündel. Seitenwurzeln werden an ihrem obersten Ende, später auch aus dem Hypokotyl oder den untersten Stammknoten, wenn diese

[1]) Vergl. S. 57, Nr. 6.

mit Erde bedeckt werden, erzeugt. Die Wurzeln sind auf einer Strecke von nur 2—3 mm reichlich, sonst auch an älteren Partien streckenweise mit Wurzelhaaren besetzt, welche, da der Wurzel eine eigentliche Epidermis fehlt, durch Auswachsen von Zellen der Wurzelrinde gebildet werden. (Fig. 178.) Die Wurzelenden sind keulig angeschwollen und tragen eine $1^{1}/_{2}$—2 mm lange Wurzelhaube. Schon an einjährigen Wurzeln hat das sekundäre Dickenwachstum zur Bildung eines fast zylindrisch geschlossenen Holzstranges geführt, das Pericambium erzeugt eine Korkschicht, bei deren Ausbildung die primäre Rinde zum Absterben gebracht und abgeworfen wird; die inneren Pericambiumlagen vermehren sich bedeutend, füllen sich mit Stärke an und bilden eine sekundäre Rinde, die an älteren Wurzeln ebenfalls abstirbt. Die Hauptwurzel erhält sich sehr lange, wird aber später durch vielfach sich entwickelnde Adventivwurzeln im Wachstum überholt (5, 7). Eine Wurzelverpilzung wurde bei *Ephedra* nicht beobachtet, auch nicht von v. Tubeuf[1]), der ausdrücklich darnach suchte und üppige Haarbekleidung an den Wurzeln einer nicht näher bezeichneten Art fand.

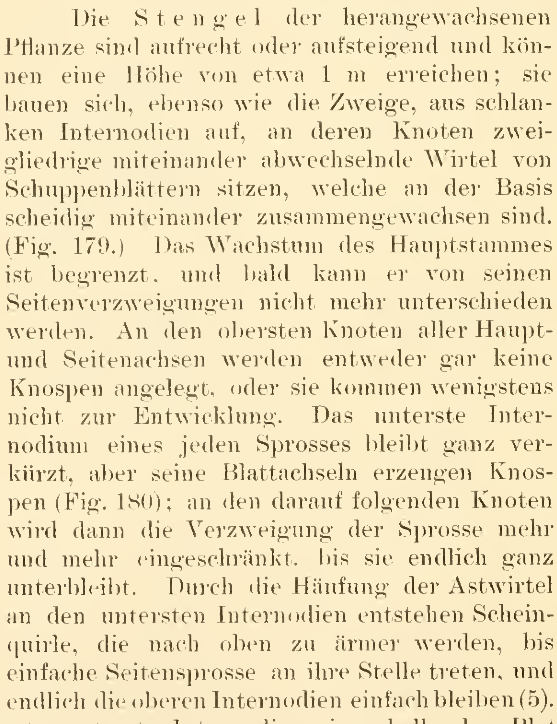


Fig. 179. *Ephedra helvetica.* Zweigspitze mit den Paaren von Schuppenblättern. 10 : 1. (Orig. K.

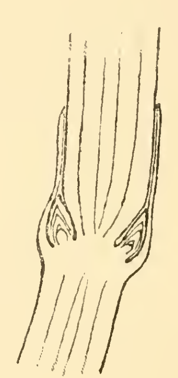


Fig. 180. *Ephedra distachya.* Längsschnitt durch einen Stengelknoten, in den Achseln der beiden Schuppenblätter je eine Knospe. 10 : 1. (Orig. K.)

Die Stengel der herangewachsenen Pflanze sind aufrecht oder aufsteigend und können eine Höhe von etwa 1 m erreichen; sie bauen sich, ebenso wie die Zweige, aus schlanken Internodien auf, an deren Knoten zweigliedrige miteinander abwechselnde Wirtel von Schuppenblättern sitzen, welche an der Basis scheidig miteinander zusammengewachsen sind. (Fig. 179.) Das Wachstum des Hauptstammes ist begrenzt, und bald kann er von seinen Seitenverzweigungen nicht mehr unterschieden werden. An den obersten Knoten aller Haupt- und Seitenachsen werden entweder gar keine Knospen angelegt, oder sie kommen wenigstens nicht zur Entwicklung. Das unterste Internodium eines jeden Sprosses bleibt ganz verkürzt, aber seine Blattachseln erzeugen Knospen (Fig. 180); an den darauf folgenden Knoten wird dann die Verzweigung der Sprosse mehr und mehr eingeschränkt, bis sie endlich ganz unterbleibt. Durch die Häufung der Astwirtel an den untersten Internodien entstehen Scheinquirle, die nach oben zu ärmer werden, bis einfache Seitensprosse an ihre Stelle treten, und endlich die oberen Internodien einfach bleiben (5). Da das verkürzte unterste Internodium innerhalb der Blattscheide seiner Abstammungsachse verborgen bleibt, so kommt es, dass man bei besonders kräftigen Sprossen 3 Triebe aus der Achsel eines jeden Blattes sich entwickeln sieht (7). Adventivknospen scheinen nie gebildet zu werden, aber ein Teil der angelegten Achselknospen, und zwar an den Basalinternodien, verharrt längere oder kürzere Zeit in einem Ruhezustande; wenn sie dann austreiben, so bilden sich am Grunde der jungen Zweige neue Anlagen, welche auch wieder jahrelang schlafen können, und auf diese Weise sammelt sich an den älteren Knoten eine Schar von schlafenden Knospen, welche später scheinbar regellos austreiben; gewöhnlich erreichen diese Ausschläge ein Alter von 1—3 Jahren und fallen dann ab (5).

---

[1]) Vergl. S. 60, Nr. 79.

Die Sprosse von *Ephedra distachya* sind entweder oberirdische Assimilationssprosse, an denen auch die Blütenstände hervortreten, oder sie entwickeln sich als unterirdische Ausläufer. Die Assimilationssprosse sind schlanke, grüne Rutenzweige, an deren jüngsten 3—5 Internodien die Blattanlagen der Achse so vorauseilen, dass sie über dem Stammscheitel eine Knospe bilden, die aber aus keinen andern, als den gewöhnlichen Schuppenblättern besteht. Erst in den tieferen Internodien beginnt die Streckung lebhafter zu werden; der Zuwachs geht anfangs hauptsächlich, später ausschliesslich von einer am Grunde des Internodiums gelegenen Meristemzone aus, welche leicht eingeschnürt, bleich gefärbt und von der sie umschliessenden Scheide geschützt ist. Eine schmale Basalzone dieses Meristemes kann sich nach Beendigung des Längenwachstums und nach einer Ruhepause zu einer Trennungsschicht umbilden, welche den Abfall von Zweigenden und damit einen Wechsel der Assimilationszweige vorbereitet. Dieser Zweigabwurf kann künstlich sowohl durch zu grosse Trockenheit, wie auch durch übermässige Feuchtigkeit des Bodens oder der Luft hervorgerufen werden. Die in zweigliederigen, abwechselnden Wirteln stehenden Blätter sind auf den Scheidenteil reduziert, ihre am Grunde verwachsenen, $1^1/_2$ mm langen Scheiden tragen je 2 in der Jugend krautige, zahnartig vorgezogene, kurz-dreieckige, stumpfe oder spitzliche Rückenteile, und sind zwischen diesen von zarthäutiger Beschaffenheit und weisslicher Farbe. Die krautigen Rückenstreifen werden allmählich trocken und hart, bleiben noch eine Zeit lang, während die Scheiden zwischen ihnen einreissen, in Form brauner Schuppen erhalten, bis sie endlich abbröckeln oder knapp über dem Grund abbrechen, der dann als dunkler, schmaler Wulst den Knoten umgibt (5). Die Funktion dieser Blattorgane besteht vorzugsweise im Schutz der meristematischen Internodienbasis und der dort befindlichen jungen Anlagen von Seitensprossen; für die Assimilationstätigkeit kommen sie kaum in Betracht, denn diese ist auf die jüngeren, noch grünen Achsenteile übergegangen, welche in grosser Reduktion der Oberfläche, kräftigem Bau des Hautgewebes, Einsenkung und Verstopfung der Spaltöffnungen einen ausgeprägt xerophytischen Bau erkennen lassen.

In den Zweigen (Fig. 181) liegt das Assimilationsgewebe unmittelbar unter der Epidermis, hier von Sklerenchymsträngen unterbrochen, welche sich an den Stellen befinden, die aussen an den Zweigen als zarte Längsrippen hervortreten. Das ganze Rindenparenchym ist reichlich mit Chlorophyllkörnern ausgestattet, es besteht aus 5—6 Zellschichten, von denen die drei äussersten palissadenartig verlängerte, die inneren mehr rundliche Zellformen zeigen. Die Epidermis setzt sich aus längsgestreckten, kräftig gebauten Zellen zusammen, deren Aussenwände stark verdickt und mit einer aus sehr feinen Körnchen bestehenden Wachsauflagerung versehen sind. Diese ist je nach den Standortsbedingungen von verschiedener Ausbildung: im Wallis gewachsene Exemplare von *E. helvetica* waren durch den Wachsüberzug merklich bläulichgrün gefärbt, die von ihnen bei der weiteren Kultur in Töpfen entwickelten Sprosse zeigten eine rein dunkelgrüne Farbe. In den über den Sklerenchymbündeln der Längsrippen liegenden Epidermisstreifen sind die Epidermiszellen im mittleren Teil ihrer Aussenwand mit gelblichen, warzenförmigen, in der Flächenansicht rundlichen oder etwas in die Länge gezogenen Buckeln versehen, welche nach aussen vorspringen, den Stengelkanten eine gewisse Rauhheit verleihen und von einer lokalen starken Verdickung der Zellwand herrühren. Ab und zu ist die Epidermis durch nachträgliche Teilung der einen oder andern Zelle zweischichtig. Die Spaltöffnungen liegen nur in denjenigen Epidermisstreifen, welche das Assimilationsgewebe überziehen, und zwar in mehreren unregelmässigen Längsreihen. Jede Spaltöffnung befindet sich am Grunde eines Grübchens, an dessen Bildung sich 4 Epidermiszellen beteiligen, und welches, ähnlich wie bei den Coniferen, eine die Ausscheidung von Wasser-

dampf verlangsamende Verstopfung mit Wachskörnchen zeigt.[1]) Die Schliesszellen besitzen nur gegen die äussere Atemhöhle eine wenig ausgeprägte Leiste, unter ihnen liegt eine kleine innere Atemhöhle (4. 5. K).

In der primären Gewebeanordnung enthält jedes Internodium 8 kollaterale, im Kreise angeordnete Gefässbündel; es sind Blattspuren, deren je 2 zu einem Blatt gehören und die durch je 2 Internodien verlaufen, worauf sie sich am Grunde des unteren Internodiums seitlich an die nächstjüngeren anlegen. Im 2. oder 3. Jahre bildet sich ein zusammenhängender Cambiumring aus, der nach innen Holz, nach aussen zwischen den Gefässbündeln zuerst Parenchym, später Weichbast erzeugt; im sekundären Holz sind deutliche Jahresringe erkennbar. Die Gefässbündelzone ist gegen das Rindengewebe durch eine aus langgestreckten, eng aneinander schliessenden Zellen bestehende Gefässbündelscheide abgegrenzt, die als Ableitungsgewebe für das Assimilationssystem dient. Im Innern des

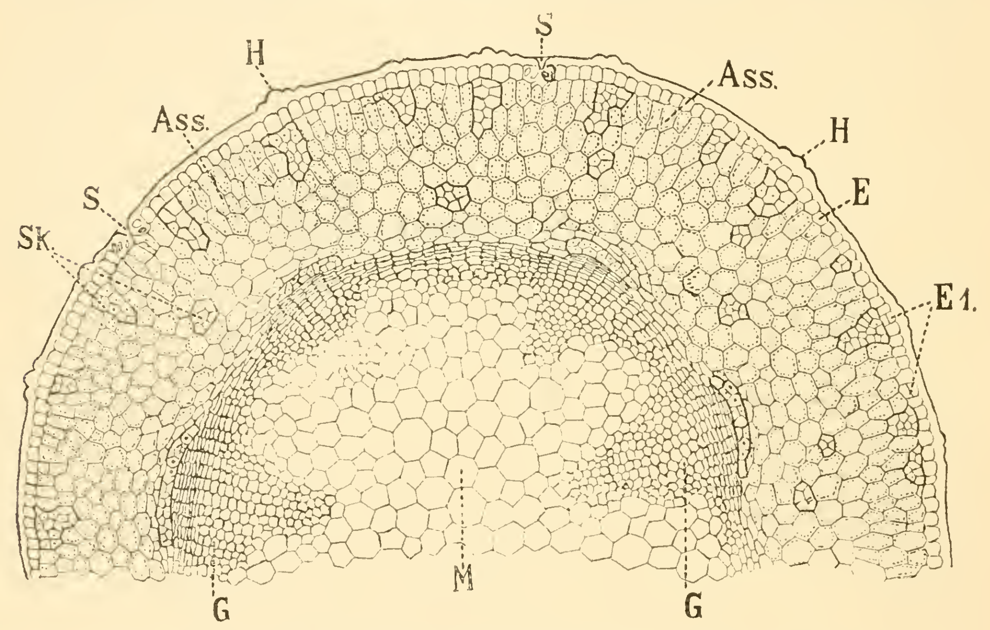


Fig. 181. *Ephedra helvetica.* Querschnitt durch ein Internodium.
E Epidermis, bei E_1 zweischichtig, S Spaltöffnungen, H Cuticularhöcker, Sk Sklerenchymstränge, Ass Assimilationsgewebe, G Gefässbündel, M Mark. 68 : 1. (Orig. Dr. W. Lang.)

Holzes befindet sich ein aus zartwandigen Zellen bestehendes Mark, nur ausnahmsweise kommt eine erhebliche Verdickung der Zellwände bei den Markzellen vor (5). Oberhalb jedes Knotens erstreckt sich quer durch das Mark und häufig auch durch das Holz die aus 3—4 Zellschichten bestehende, früher erwähnte Trennungsschicht, welche beim Abbrechen der darüber liegenden Stengelteile die entstandene Wunde alsbald schliesst (2). Als Festigungsgewebe dienen ausser dem Holz die reichlich im Grundgewebe verteilten Sklerenchymfaserstränge. Die an der Epidermis anliegenden Stränge, etwa 20 an Zahl, sind schmale, ungefähr bis in die Mitte des Rindengewebes vorspringende Bänder, an der Aussenseite der 8 primären Bastteile liegen ebensoviele quer verbreiterte Hartbaststränge, und im ganzen Assimilationsgewebe zerstreut findet man noch zahlreiche einzelne oder zu wenigen in Gruppen vereinigte Sklerenchymfasern. Die letzteren können

[1]) Wulff, Th. in Österr. botan. Zeitschrift. Bd. 48. 1898. S. 201.

auch fehlen. Gelegentlich kommen noch an der Peripherie des Markes einzelne Sklerenchymfasern vor. der sekundäre Bast enthält keine mehr (2, 4, 5, K).

In den ersten Jahren ist das Dickenwachstum der Stengel so wenig ausgiebig. dass Rinde und Epidermis unversehrt erhalten bleiben. Im 3., seltener schon im 2. Jahre beginnt eine innere Peridermbildung. die von einer der innersten Rindenschichten ausgeht; sie tritt in der Regel nicht seitlich zusammenhängend im ganzen Umfange des Internodiums auf, sondern so, dass langgestreckte Partien der Rinde, zuerst meistens an der vom Lichte abgewendeten Seite des Stengels, in die Korkbildung eingehen und erst langsam sich zu einem vollständigen Peridermmantel zusammenschliessen. Die ausserhalb des Peridermes liegenden Gewebe sterben ab, vertrocknen und zeigen wegen der in ihnen enthaltenen Sklerenchymstränge eine feinfaserige Beschaffenheit. Die späteren Peridermbildungen treten immer weiter innen auf, die Borke zeigt eine graue Farbe, bekommt Längsrisse und nimmt schliesslich eine grobnetzige Beschaffenheit an (4, 5). In der Rückenpartie der schuppenförmigen Blätter verlaufen 2 Gefässbündel, die über ihnen liegende Epidermis hat stark verdickte Zellwände und eine derbe Cuticula; im Grundgewebe finden sich an der Basis der Schuppen oberseits zerstreute Sklerenchymfasern, die von der Rinde des Zweiges her eintreten, sich aber nach oben verlieren. Dagegen ist an der Innenseite unter der Epidermis ein sklerotischer Faserbelag vorhanden, der vornehmlich den Rückenteilen der Schuppen jene Festigkeit verleiht, deren sie zum Schutz der Achselknospen bedürfen (5).

Von besonderen Schutzmitteln der oberirdischen Sprosse gegen Tierfrass ist nichts bekannt, es müsste denn die starre, rauhe und saftlose Beschaffenheit derselben als ein solches angesehen werden; ob das in den Zweigen enthaltene Ephedrin, welches nach Nagai[1]) die Pupille erweitert und die Herztätigkeit verlangsamt, oder das Pseudoëphedrin[2]), eine Basis von der Formel $C_{10} H_{15} NO$. als Schutzmittel eine Rolle spielt, ist nicht bekannt. Verkieselt sind die Hautgewebe nicht, Harz wird in den Sprossen nicht gebildet.

Die Ausläufer sind unterirdisch wachsende Sprosse, welche der Ausbreitung der Pflanzenstöcke und ihrer vegetativen Vermehrung dienen. Sie entspringen an den Knoten der untersten, durch Wurzelzug oder Verschüttung unter die Erde gelangten Stammteile, und entwickeln jedes Jahr neue Triebe. Ihre Verzweigung folgt denselben Regeln, wie die der oberirdischen Stengel, bleibt aber so lange sehr spärlich, bis der Ausläufer mit seiner Spitze sich der Bodenoberfläche nähert; seine alsdann in den Achseln der obersten Blattschuppen entwickelten Verzweigungen behalten, bis sie über den Boden kommen, den Charakter von Ausläufern, um dann fofort in die gewöhnlichen Photoblaste überzugehen. Die Ausläufer sind mit Adventivwurzeln ausgestattet, ihre Internodien blass gefärbt und mit in der Jugend weissen, fleischigen Schuppenblättern besetzt. Diese erfahren bald eine bis auf die innersten Schichten des Rindenparenchyms greifende Peridermbildung und nehmen dadurch das Aussehen dicker. weicher, hellbrauner Schuppen an, schliesslich brechen sie ab und verschwinden gänzlich. An den Achsenteilen der Ausläufer ist die Epidermis von zarterem Bau als an den oberirdischen Stengeln und höckerlos; sie wird frühzeitig durch einen weichen Peridermmantel ersetzt. der von einer der äusseren Rindenlagen ausgeht. Sklerenchymstränge sind unmittelbar unter der Epidermis nicht vorhanden; das Rindenparenchym dient als Speichergewebe und in seinen inneren Lagen als Leitgewebe. Auch das Markparenchym enthält Stärke (5).

Die Pflanze ist zweihäusig, und meistens wachsen die beiden Ge-

---

[1]) Nach bot. Jahresber. Bd. 22, Abt. 1. 1894. S. 402.

[2]) Nach bot. Jahresber. Bd. 17. Abt. 2. 1889. S. 371.

schlechter in annähernd gleicher Individuenzahl gemischt unter einander, doch hat man (in Frankreich) die Beobachtung gemacht, dass an einzelnen Örtlichkeiten ausschliesslich männliche oder weibliche Pflanzen vorkommen. Beiderlei Individuen sind im Habitus dadurch ein wenig von einander verschieden, dass die männlichen Pflanzen etwas zarter und schmächtiger gebaut sind als die weiblichen (1). Im Frühjahr, bei *E. helvetica* im Wallis in den ersten Tagen des April, erscheinen die Blütenknospen, welche die Stelle von vegetativen Achselknospen einnehmen, und im Mai sind die Knospen entwickelt. Die Blüten tragenden Zweige stehen, wie die vegetativen, in zwei gegenständigen Reihen, krümmen sich aber nach Vaucher (187) dem Lichte zu.

Die männlichen Blüten (Fig. 182) entstehen an diesjährigen, vorjährigen und älteren Zweigen und Ästen mit Ausnahme der obersten Internodien junger Zweige; sie bilden ährenförmige Blütenstände, welche einzeln oder zu mehreren geknäult beisammen stehen oder sitzen. Der Blütenspross erzeugt 2 Paare steriler Schuppenblätter, dann in der Achsel des dritten und der folgenden Paare die Blüten; nach Hervorbringung von 3—4 Paaren fertiler Blätter hört die Achse auf, sich zu verlängern und endigt mit einer Anschwellung, an der man noch die Spuren von 2—3 Paaren rudimentärer Blätter unterscheiden kann. Die Hochblätter der Blütenstände unterscheiden sich von den Schuppenblättern der vegetativen Zweige durch fast vollständige Unterdrückung der mechanischen Elemente, sowie durch eine noch weitergehende Beschränkung des Assimilations-, Leitungs- und Durchlüftungssystems. Jede Blüte besitzt eine Blütenhülle, welche in Form von 2 getrennten, median orientierten Wülsten angelegt wird, durch seitliche Verschmelzung derselben aber zu einer schlauchförmigen Kapuze mit zweilappigem Saume wird. Sie schützt die in ihr eingeschlossenen Staubblätter und öffnet sich erst, um diese hervortreten zu lassen, wenn sie geschlechtsreif sind. Im Innern der Blütenhülle finden sich 7—8, zuweilen auch weniger Antheren auf einem in der Knospe ganz kurzen Antherenträger, der entweder als Blütenachse oder als Filament gedeutet wird; er streckt sich erst beim Öffnen der Blüte und trägt dann die orangegelben, 2fächerigen, selten 3fächerigen Antheren an seinem oberen, in 4—8 kurze Zweige geteilten Ende. Die Ähre ist von einer eiförmigen oder länglichen Gestalt, 6—10 mm lang, und enthält 8 bis 16 Blüten (6. 5. 3). An den strohgelb gefärbten Blüten öffnen sich die Antherenfächer mit Querrissen und bedecken sich ringsum mit gelbem, nicht als trockener Staub ausfallendem, sondern in krümmeligen Massen an den Antheren haftendem Pollen. Die Pollenkörner (Fig. 183) haben im trockenen Zustand eine elliptische Gestalt und zeigen 4 tiefe Längseinfaltungen, sodass sie vom Scheitel betrachtet wie ein vierarmiges Kreuz aussehen.[1] Die Exine zeigt zarte, hin und her gebogene Runzeln, welche auf dem Rücken der Membranausstülpungen der Länge nach verlaufen und auf beiden Seiten zahlreiche gebogene Seitenästchen entsenden; nach Stapf (5) ist die Exine an den Polen gleichmässig verdünnt. Ins Wasser gebracht, quellen die Pollenkörner rasch auf, wobei die 4 Längsfalten sich heraus-



Fig. 182.
Ephedra distachya.
Männlicher Blütenstand.
5 : 1. (Orig. K.)

[1] Die Anzahl dieser Falten scheint nicht konstant zu sein, da Mohl (139) das Vorhandensein von 6 solchen angibt.

stülpen; infolge der starken Quellung der Intine wird, wie dies auch bei *Taxus* (vgl. S. 75) der Fall ist, die Exine zerrissen und abgeworfen (K.).

Die weiblichen Blütensprosse (Fig. 184) zeigen einen ähnlichen Bau, wie die männlichen, aber eine spärlichere Verzweigung; die einfachen Blütenstände, Zäpfchen genannt, sind hier keine Ähren, sondern bestehen aus 1—3, meist 2 terminalen Blüten, die von 3, seltener 4 dicht aneinander gerückten Deckblattpaaren umschlossen werden. Die Blütensprosse sind von Grund aus verzweigt, die sekundären Sprosse von der Form des primären, alle von verlängert eiförmiger Gestalt; daher stehen die Zäpfchen in lockeren Büscheln beisammen auf Stielen, welche aus längeren Internodien gebildet sind. Die obersten, die Blüten umgebenden Blätter sind grösser als die vegetativen, sonst aber ebenso gebaut und an der Basis ebenfalls miteinander verschmolzen; das oberste Paar trägt die beiden Blüten in den Achseln. Die einzelnen Teile der weiblichen Blüte haben sehr verschiedene Deutung erfahren. Sie besteht aus einer äusseren Hülle (äusseres Integument oder zu einer Blütenhülle verwachsenes Hochblattpaar), welche als Fruchtknoten funktioniert und von schmal eiförmiger Gestalt, an den Berührungsflächen der beiden Blüten abgeplattet ist. Sie hat eine derbe Beschaffenheit und umschliesst bis auf einen kleinen engen Kanal an der Spitze eine zweite innere zarthäutige Hülle (inneres bezw. einziges Integument), diese wiederum den Nuzellus, mit dem sie im unteren Teil verwachsen ist. Am oberen Ende ist die innere Hülle in einen bis $1^1/_2$ mm langen Mikro-

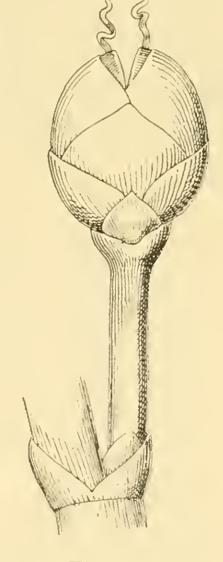


Fig. 184. *Ephedra helvetica.* Weiblicher Blütenspross. 5 : 1. (Orig. K.)

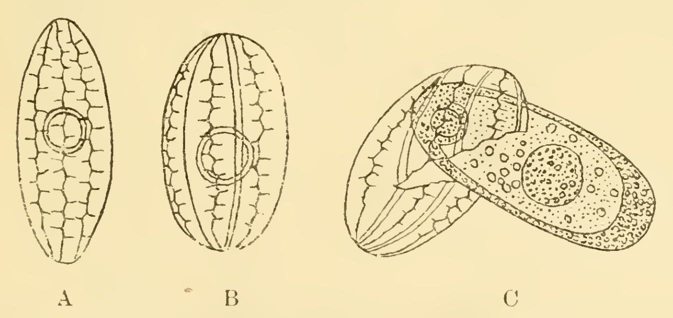


Fig. 183. *Ephedra helvetica.* Pollenkörner.

A trocken, B in Wasser aufgequollen; C nach längerer Einwirkung von Wasser ist die Exine aufgerissen, die Intine hervorgetreten. 575 : 1. (Orig. K.)

pylenhals ausgezogen, welcher aus der oberen Öffnung der äusseren Hülle und zwischen den obersten Hochblättern hervorragt, an seinem Saume in einen schmalen gedrehten Lappen ausgeht, und bei der Hauptart gerade gestreckt, bei *E. helvetica* korkzieherförmig gewunden ist. Diese Windung dürfte in letzter Linie auf mechanische Ursachen, vielleicht auf eine Bedeckung der Samenlagen durch die innersten Blätter zur Zeit der Streckung des Mikropylenhalses, zurückzuführen sein (5). Zu der Zeit, wo die Antheren stäuben, sondert der Mikropylenhals an seiner Spitze einen farblosen Flüssigkeitstropfen, den Bestäubungstropfen, aus, welcher ohne Zweifel zum Festhalten des darauf gelangten Pollens dient. Er verdunstet allmählich und dadurch werden die Pollenkörner in das Innere der Mikropyle hereingezogen, wo an der Nuzellus-Spitze sich inzwischen eine bis auf den Embryosack reichende Höhlung ausgebildet hat (6). Sehr wahrscheinlich entledigt sich das Pollenkorn dort schnell seiner Exine, denn Jaccard

(3) traf in der Nuzellushöhlung nur selten solche Pollenkörner an, die noch mit der Exine versehen waren.[1])

Fast allgemein wird angegeben, dass die Blüten von *Ephedra* anemogam seien, und die Analogieen im Blütenbau mit dem von *Taxus* legen diese Annahme nahe, aber durch direkte Beobachtung ist sie noch nicht bewiesen, und die Beschaffenheit des Pollens spricht nicht gerade für Windblütigkeit. Auch Jaccard (3), der bei *E. helvetica* den Bestäubungstropfen nur sehr ausnahmsweise beobachten konnte, obgleich er besonders darauf achtete, meint, dass der Wind bei der Bestäubung die Hauptrolle spiele und erklärt die Mitwirkung von Insekten, die er durch zuckerhaltige, aus der Spitze der Hochblätter hervortretende Tröpfchen zum Besuch der Blüten veranlasst sieht, für ganz zufällig. Indessen hat bereits Cornu (zitiert in 1) auf die Möglichkeit einer Insektenbestäubung hingewiesen. Wo beide Geschlechter in nächster Nachbarschaft mit einander wachsen, muss die Bestäubung leicht vor sich gehen, denn es werden unter solchen Umständen reichlich Samen gebildet; die Angabe von Bonnet (1), dass bei Villeneuve-les-Avignon nur weibliche Pflanzen vorhanden seien, die nichts destoweniger keimfähige Samen lieferten, wird sich wohl durch das Vorkommen übersehener männlicher Pflanzen oder vielleicht auch durch das Auftreten vereinzelter männlicher Blüten an sonst weiblichen Pflanzen erklären.

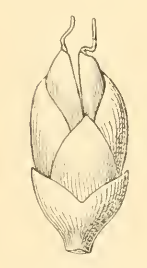


Fig. 185. *Ephedra helvetica.* Zwei unreife Samen eines weiblichen Blütensprosses. 5 : 1. (Orig. K.)

Nach der Befruchtung wächst die Samenlage bedeutend und nach allen Richtungen gleichmässig heran (Fig. 185), zugleich wird die äussere Hülle fester, endlich zäh lederig und färbt sich schwarzbraun. Der Same ist schliesslich eiförmig mit stumpf-dreikantigem Querschnitt, $4^1/_2$ bis $5^1/_2$ mm lang; der Mikropylenhals bleibt bis zur Reife stehen und wird dann erst verschlossen. Die ursprünglich an den Zäpfchen unterhalb der weiblichen Blüten stehenden Schuppenblätter nehmen infolge der Ausbildung eines kollenchymatischen Parenchymes in ihren krautigen Rückenteilen eine knorpelige Beschaffenheit an; ihnen fällt der Schutz der unreifen Samen und ferner die Rolle eines Speichergewebes zu, insofern sich in ihnen Zucker und Schleim bildende Stoffe ansammeln. Ihre Grösse nimmt von oben nach unten zu, bis zur Samenreife wachsen sie weiter und bei den 3 obersten Paaren verwandelt sich die knorpelige Beschaffenheit sehr schnell an den bereits reifen Samen in eine fleischige, wobei sie zugleich eine scharlachrote Farbe annehmen und die beiden Samen so umschliessen, dass nur deren Spitzen oben herausragen (Fig. 186). Das oberste Schuppenpaar erfährt die beträchtlichste Vergrösserung und hat den bedeutendsten Anteil an der Ausbildung

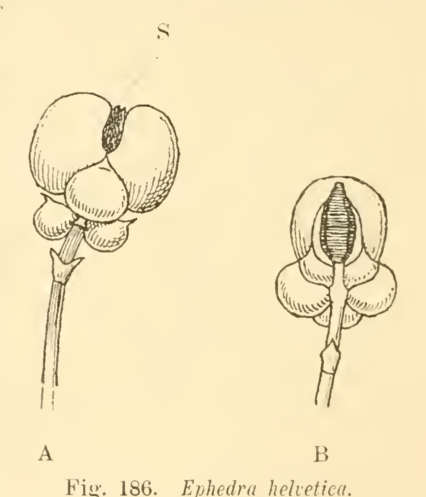


Fig. 186. *Ephedra helvetica.* A Vollständige, die beiden Samen S enthaltende Scheinbeere; B Scheinbeere zwischen den beiden Samen längs durchgeschnitten. 2 : 1. (Orig. K.)

[1]) Danach kann die Abbildung bei Kerner (96, Bd. 2. S. 374) kaum nach der Natur entworfen sein.

der die 2 Samen enthaltenden, ziemlich kugeligen, 6—7 mm langen Scheinbeere. Bei dieser Umwandlung der Deckschuppen in fleischige Gebilde, welche unter bedeutender Wasseraufnahme durch teilweise Verflüssigung und chemische Umbildung der Zellhautsubstanz, radiale Streckung der Mittellamellen und Zerfall der Chlorophyllkörner in rote Körnchen vor sich geht, tritt der häutige Rand der Schuppen immer mehr zurück, die Dickenzunahme erreicht über dem Blattrücken ihren höchsten Betrag, über den Kommissuren ihr Minimum; deshalb erscheinen die Scheinbeeren über diesen eingeschnürt. Sie trennen sie zum Zweck der Aussäung von den unteren, häutig gebliebenen und zurückgebogenen Schuppen (5, 6).

Die an die *Taxus*-Samen erinnernden, im August bis Oktober reifenden Scheinbeeren sind nach Delpinos Angabe[1]) essbar und werden von Drosseln verbreitet. Am Samen ist das innere Integument zusammengetrocknet, das ölhaltige Nährgewebe umschliesst einen axil gelagerten Embryo, der Rest des Nuzellusgewebes bildet eine zarte Hülle um das Endosperm und einen verschrumpften warzenartigen Aufsatz auf demselben. Der Embryo nimmt die ganze Länge des Samenkernes ein, stellt einen walzenförmigen Körper dar, welcher mit seinem kurzen, kräftigen, von einer dicken Haube überzogenen Würzelchen bis unmittelbar an die Nuzelluswarze reicht, und am entgegengesetzten Ende 2 eng aneinander liegende Kotyledonen besitzt, welche $^2/_3$ der Masse des ganzen Embryo bilden und zwischen sich das kleine Knöspchen umschliessen. (3, 5).

17. Ephedra maior Host.

Diese der *E. distachya* nahe verwandte und sehr ähnliche Art ist durch das ganze mediterrane Florenreich von den kanarischen Inseln bis Afganistan und darüber hinaus im Himalaya bis Lahul verbreitet (5). Sie berührt unser Gebiet nur in der var. *Villarsii* Stapf mit einem Standort auf der Quarnero-Insel Lussin.

Der Strauch ist aufrecht, sehr buschig und wird 1—2 m hoch; die zahlreichen Zweige sind bei der genannten Varietät rauh, an den Gliederungen oft knotig verdickt. In ökologischer Hinsicht bemerkenswert ist, dass die Abgliederung von Zweigen und der Zweigabwurf ganz regelmässig und ziemlich vollständig beim Beginn des Winters erfolgt.

Die männlichen Blütensprosse unterscheiden sich von denen der *E. distachya* durch ihre mehr kugelige Gestalt und Armblütigkeit. Sie sind einfach oder selten am Grunde mit 1—2 schwachen Zweigen versehen, stellen also einzelne oder zu 2—3 beisammen stehende Ähren von 4—5 mm Durchmesser dar. Alle Internodien derselben sind sehr verkürzt, daher die Ähren auch sitzend, jede enthält nur 2—4 Blüten, und in diesen sind die Antherenträger so kurz, dass sie kaum aus der Blütenhülle herausragen. Sie zeigen 6—8 sitzende, selten sehr kurz gestielte Antheren. Die weiblichen Blüten stehen einzeln am Ende eines mit meistens nur 2, sehr selten 3 Hochblattpaaren besetzten Sprosses, und diese Blütensprosse, welche einen bis zu 3 mm langen Stiel haben, sind von eiförmiger Gestalt, einzeln oder zu 2—3 beisammen stehend. Der Mikropylenhals der Samenanlage kann bis zu $3^1/_2$ mm Länge erreichen. Die halbreife Scheinbeere ist breit, von einer fast kugeligen Gestalt, im reifen Zustand kugelig, 5—7 mm lang; die beiden obersten, rot und fleischig gewordenen Schuppenpaare umschliessen den eiförmigen, 4—7 mm langen, kastanienbraunen Samen. Nach der Beobachtung von Bonnet (1) sind an manchen Standorten (in Südfrankreich) die männlichen Pflanzen in so grosser Überzahl vorhanden, dass auf etwa 100 männliche erst eine weibliche kommt.

[1]) Note ed osservazioni botaniche. Decuria seconda. Genova 1890. p. 8.

II. Unterabteilung. Angiospermae.

1. Klasse. Monocotyledones.

1. Reihe. Pandanales.

1. Familie. Typhaceae.

Wichtigste spezielle Literatur über Typhaceae und Sparganiaceae:[1]

1. Ahlfvengreen, Fr. E. Die Vegetationsverhältnisse der westpreussischen Moore. östlich der Weichsel. Schrift. Naturf. Gesellsch. Danzig. Neue Folge. Bd. 11. 1904. S. 241—318.
2. Andersson, Gunnar. Die Geschichte der Vegetation Schwedens. Englers Jahrb. f. Syst., Pflanzengesch. u. Pflanzengeogr. XXII. 1897. S. 433—550.
3. Behrens, W. J. Untersuchungen über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe. Göttingen 1875.
4. — — Methodisches Lehrbuch der Botanik für höhere Lehranstalten. Braunschweig 1880. — (Protogynie von Sparganium simplex.)
5. Boullu. Notes sur les rhizomes des Sparganium. Bull. Soc. Bot. Lyon. 2e sér. T. VIII. 1890. S. 36—37.
6. Borbás, V. v. Zur Verbreitung und Teratologie von Typha und Sparganium. Österr. Bot. Zeitschr. 1886. Nr. 3.
7. Campbell, Dougl. Houghton. Studies on the Flower and Embryo of Sparganium. Reprint. from Proceed. Californ. Acad. Sci. Ser. III. Bot. Vol. I. 1899. S. 293—328.
8. — — Notes on the Structure of the Embryo-sac in Sparganium and Lysichiton. Bot. Gaz. XXVII. 1899. S. 153—166.
9. Čelakovsky, L. Über die Inflorescenz von Typha. Flora 1885. Nr. 35.
10. — — Über die ramosen Sparganien Böhmens. Österr. Bot. Zeitschr. 1896. S. 377—381.
11. Chauveaud, M. G. Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Monocotylédones. Ann. Sc. Nat. 8. Sér. T. IV. 1896. S. 307 bis 381. — (Sparganium simplex. S. 358—359. Taf. 7. Fig. 27.)
12. Dibbern, Herm. Über anatomische Differenzierungen im Bau der Inflorescenzachsen einiger diklinischen Blütenpflanzen. Beih. Bot. Centralbl. Bd. XIII. 1902. S. 341—360.
13. Dietz, Sándor. Über die Entwickelung der Blüte und Frucht von Sparganium und Typha. Biblioth. botan. Heft 5. Cassel 1887. (3 Tafeln.)
14. Drude, O. Der hercynische Florenbezirk. Leipzig 1902.
15. Eichler, A. W. Blütendiagramme. I. Teil. 1875. (Typha: S. 111—113; Sparganium: S. 110—111.)
16. Elfving, Fr. Über einige horizontal wachsende Rhizome. Arbeit. Bot. Institut Würzburg. II. (1879.) S. 489—494.
17. Engler, A. Die systematische Anordnung der monokotyledonen Angiospermen. Abh. Akad. Wiss. Berlin 1892. S. 1—55.
18. — — Typhaceae in: Die natürlichen Pflanzenfamilien. II; 1. S. 183—186.
19. — — Sparganiaceae in: Die natürlichen Pflanzenfamilien. II; 1. S. 192—193.

[1] Vergl. die allgemeine ökologische Literatur S. 24 ff., im folgenden Text mit fetten Ziffern zitiert.

20. Falkenberg, P. Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monokotyledonen. Stuttgart 1876.

21. Fischer-Benzon, R. v. Die Moore der Provinz Schleswig-Holstein. Abhandl. Naturw. Ver. Hamburg. XI. 1891.

22. Focke, W. O. Sparganium affine Schnizl. und Sp. Borderi n. sp. Abhandl. d. naturw. Ver. Bremen. V. 1877. S. 407—409.

23. Fritsch, K. Normaler Blüten-Kalender von Österreich. Denkschr. K. Ak. d. Wiss. Wien. Bd. XXVII. 1867 u. XXIX. 1869.

24. Goebel, K. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. In Schenks Handbuch der Botanik. Bd. III. Erste Hälfte. Breslau 1884. — (Inflorescenzanlage von Sparganium ramosum: S. 195.)

25. Graebner, P. Typhaceae in: Das Pflanzenreich. 2. Heft. Leipzig 1900. S. 1—18.

26. — — Sparganiaceae in: Das Pflanzenreich. 2. Heft. Leipzig 1900. S. 1—26.

27. — — Die Heide Norddeutschlands und die sich anschliessenden Formationen in biologischer Betrachtung. Leipzig 1901.

28. Gremli, A. Exkursionsflora für die Schweiz. 9. Aufl. Aarau 1901.

29. Hansgirg, A. Phyllobiologie. Leipzig 1903.

30. Hegelmaier, F. Zur Entwickelungsgeschichte monokotyledoner Keime nebst Bemerkungen über die Bildung der Samendeckel. Bot. Zeit. 1874. S. 635 bis 639; 648—656.

31. Hoffmann, H. Nachträge zur Flora des Mittelmaingebietes. Bericht. Oberhess. Ges. f. Natur- und Heilkunde. XVIII—XXVI. 1879—1889. — Ref. in Bot. Jahresb. 1889. I. S. 526.

32. Hohnfeldt, R. Über das Vorkommen und die Verteilung der Spaltöffnungen an unterirdischen Pflanzenteilen. Königsberg i. P. 1880.

33. Janczewski, E. de. Études comparées sur les tubes cribreux. Extr. des Mém. d. la Soc. des Sc. nat. et math. de Cherbourg. T. XXIII. Cherbourg 1881. — Ref. in Bot. Jahresb. 1881. I. S. 423.

34. Johanson, C. J. Iakttagelser rörande några torfmossar i södra Småland och Halland. Botaniska Notis. 1888. S. 71—79. — Ref. in Bot. Jahresb. 1888. I. S. 376—377.

35. Klinge, J. Über den Einfluss der mittleren Windrichtung auf das Verwachsen der Gewässer, nebst Betrachtung anderer von der Windrichtung abhängiger Vegetationserscheinungen im Ostbalticum. Bot. Jahrb. f. Syst., Pflanzengesch. u. Pflanzengeogr. herausg. v. A. Engler. XI. 1890. S. 264—313.

36. Korshinsky, S. Umriss der Flora der Umgebung von Astrachan. Arbeit. d. Naturforscher-Gesellsch. a. d. Universität Kasan. Bd. X. Heft 6. 1882. S. 1—63. (Russisch.) — Ref. in Bot. Jahresb. 1883. II. S. 372—373.

37. Kronfeld, M. Über den Blütenstand der Rohrkolben. Sitzungsb. Kais. Akad. Wiss. Wien. I. Abt. Dez.-Heft. 1886. S. 78—109. (1 Tafel.)

38. — — Über Raphiden bei Typha. Bot. Centralbl. Bd. XXX. 1887. S. 154—156.

39. — Monographie der Gattung Typha Tourn. Verh. K. K. Zool. Bot. Ges. XXXIX. 1889. S. 89—192. (2 Tafeln.)

40. Lesquerreux, L. Contributions to the fossil Flora of the Western Territories. Part. III. The cretaceous and tertiary Flora's. In: F. V. Hayden, Report of the United States Geolog. Survey. Vol. VIII. 1883. — Ref. Bot. Jahrb. 1884. II. S. 33—36.

41. Meinshausen, K. F. Das Genus Sparganium. Systematische Beschreibung der Arten nebst Darstellung ihrer Verbreitung auf Grundlage ihres Vorkommens im Gouv. St. Petersburg. Mél. biol. Bull. d. l'Acad. Imp. d. Sc. St. Pétersbourg. T. XIII S. 377—397.

42. Nathorst, A. G. Eine Probe aus dem Torflager bei Lauenburg an der Elbe. Naturw. Wochenschrift. IX. 1894. S. 533—534. — Ref. in Botan. Jahresb. 1894. II. S. 345.
43. Paschkewitz, W. Über Krystalle in Typha latifolia. Aus: Sitzungsber. d. bot. Sekt. der St. Petersburg. Naturforscher-Gesellsch. in Bot. Zeit. 1882. S. 26—27.
44. Pax, F. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen. Leipzig 1898.
45. Peters, Th. Untersuchungen über den Zellkern in den Samen während ihrer Entwickelung, Ruhe und Keimung. Rostock 1891.
46. Probst, J. Beschreibung der fossilen Pflanzenreste aus der Molasse von Heggbach, Oberamt Biberach, und einigen anderen schwäbischen Lokalitäten. II. Abt. (Monokotyledonen u. a.). Jahresb. d. Ver. f. vaterl. Naturkunde in Württemberg. 1884. S. 65—95. — Ref. in Botan. Jahresber. 1883. II. S. 46.
47. Reid, C. On the pleistocene Deposits of the Sussex, and their Equivalents in other Districts. The Quart. Journ. Vol. XLVIII. 1892. S. 344—364. — Ref. in Bot. Jahresb. 1893. II. S. 427.
48. Rohrbach, P. Über die europäischen Arten der Gattung Typha. Verh. Bot. Ver. Provinz Brandenburg. XI. 1869. S. 67—104. (1 Tafel.)
49. Saccardo, F. Ricerche sull' anatomia delle Typhaceae. Malpighia IX. 1895. S. 3—30. (6 Tafeln.)
50. Schafner, John H. The Development of the Stamens and Carpels of Typha latifolia. Bot. Gaz. XXIV. 1897. S. 93—102.
51. Schilling, A. J. Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen. Flora 1894. S. 280—360.
52. Schimper, A. F. W. Untersuchungen über die Proteïnkrystalloide der Pflanzen. Strassburg 1878.
53. Schinz, H. und Keller, R. Flora der Schweiz. Zürich 1900. — 2. Aufl. 1. Teil 1905.
54. Schnizlein, Adalb. Dissertatio botanica de Typhacearum familia naturali. Nerolingae 1845. (2 Tafeln.)
55. Scholz, J. B. Die Pflanzengenossenschaften Westpreussens. Schriften d. Naturf. Gesellsch. Danzig. N. F. XI. Bd. 3. Heft. Danzig 1905.
56. Schröter, C. Die torfbildenden Pflanzenformationen der Schweiz. In: Festschrift zur Feier des siebzigsten Geburtstages des Herrn Prof. P. Ascherson. Berlin 1904. S. 383—390.
57. Schumann, K. Praktikum für morphologische und systematische Botanik. Jena 1904. (Typha: S. 497—500; Sparganium: S. 493—497.)
58. Schur, P. J. F. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Typha. Verhandl. d. siebenbürgischen Ver. f. Naturw. zu Hermannstadt. II. 1851. S. 177—195; 198—208. (2 Tafeln.)
59. Schwendener, S. Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen. Leipzig 1874.
60. Sendtner, O. Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns. München 1854.
61. — — Die Vegetationsverhältnisse des bayerischen Waldes. München 1860.
62. Sitensky, Fr. Über die Torfmoore Böhmens in naturwissenschaftlicher und nationalökonomischer Beziehung mit Berücksichtigung der Moore der Nachbarländer. I. Abt. Naturw. Teil. Archiv d. naturwiss. Landesdurchforschung von Böhmen. Bd. 6. Nr. 1. Prag 1891. — Ref. Bot. Jahresb. 1891. II. S. 394.
63. Thomas, Fr. Notizen zur Flora der Engstlenalp. Mitt. d. Geogr. Gesellsch. f. Thüringen. IV. Heft 4. Jena 1886. S. 89—92. — Ref. in Bot. Jahresb. 1885. II. S. 362.
64. Tschirch, A. Über Durchbrechungen der mechanischen Ringe zum Zwecke der Leitung der Assimilationsprodukte. Bericht. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1884. Generalvers. S. XXX.
65. Van Thieghem, Ph. et H. Douliot. Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. Sci. Nat. 7. Sér. Botan.

T. VIII. Paris 1888. S. 1—660. — (Typha latifolia: S. 300, 508; Sparganium ramosum: S. 301, 508.)
66. Wakker, J. H. Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle. Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Botan. XIX. 1888. — (Krystalloide im Endosperm von Sparganium ramosum und simplex: S. 459—460.)
67. Ward, Lester F. Proterogyny in Sparganium eurycarpum. Bot. Gaz. VII. 1882. S. 100.
68. Warming, Eug. Botaniske Exkursioner. 3. Skarridsø. Vidensk. Meddel. fra den naturk. Foren. Kjøbenhavn. 1897. S. 164—197.
69. Weber, C. A. Über die diluviale Flora von Fahrenkrug in Holstein. In Englers Bot. Jahrb. f. Syst., Pflanzengesch. u. Pflanzengeogr. XVIII. 1893. Beiblatt Nr. 43. S. 9—13.

1. Gattung **Typha Tourn. Rohrkolben.**

(Bearbeitet von E. Loew.)

1. T. latifolia L., 2. T. Shuttleworthii Koch et Sond., 3. T. angustifolia L., 4. T. minima Funk, 5. T. gracilis Jord.

Die deutschen Rohrkolben-Arten sind ausdauernde autotrophe Helophyten, die mit kriechender Grundachse den Schlammboden von Gewässern durchziehen, während ihre steif aufrechten Stengel nebst den langscheidigen Laubblättern dem Luftleben angepasst sind. Sie bilden einen charakteristischen Bestandteil der Süsswasservegetation an Ufern von Seen, Teichen und Flüssen, sowie in Sümpfen, Gräben und Wiesenmooren. Nach Warming (68, S. 172) gedeiht z. B. *Typha angustifolia* in Dänemark nur auf Moderboden bis zu einer Wassertiefe von 2 m gut. Den ihnen am meisten zusagenden Standort finden die Rohrkolben-Arten auf beständig nassen oder periodisch überschwemmten Rieden, in denen sie in Gesellschaft von *Phragmites communis, Phalaris arundinacea, Glyceria aquatica, Scirpus lacustris, Sparganium ramosum, Butomus umbellatus, Equisetum heleocharis* und anderen Sumpfgewächsen mehr oder weniger ausgedehnte, häufig streifen- und zonenartig entwickelte Verbände herstellen.

Die geographische Verbreitung der deutschen *Typha*-Arten ist (nach Ascherson und Graebner) folgende.

T. latifolia bewohnt einen grossen Teil der warmen und gemässigten Zone — nördlich etwa bis zum Polarkreise —, sie fehlt aber in Südasien, Australien und Polynesien, sowie im mittleren und südlichen Afrika, wo sie durch die Unterart *T. capensis* Rohrb. (s. Graebner 25 S. 10) vertreten wird.

Die durch ihre im Zustand völliger Reife grauschimmernden Fruchtkolben auffallende *T. Shuttleworthii* tritt vorzugsweise in den Tälern des Alpen- und Karpathensystems auf. Nach Christ (19 S. 179) sind es in der Hügelschweiz die breiten, mit Kiesmassen erfüllten Talsohlen mit ihren Schilfauen oder „Schachen“, die dieser *Typha*-Art am meisten zusagen. Westwärts ist sie bis zu den Pyrenäen (La Tet), nördlich bis Freiburg i. Baden. Stuttgart und Reichenhall, südwärts bis Turin und Parma, östlich bis Siebenbürgen verbreitet und wird in China und Japan durch die verwandte *T. orientalis* Presl (s. Graebner 25 S. 10) vertreten.

T. angustifolia L. zerfällt in mehrere Unterarten, von denen die Hauptart Europa, das westliche Asien, sowie Nordamerika südlich bis Louisiana und Kalifornien bewohnt. Von ihren Nebenarten ist *T. javanica* Schnizl. auf den Maskarenen, Mauritius und den Seychellen, den Sunda-Inseln und in Neu-Guinea, *T. Mülleri* Rohrb. in Australien, Tasmanien und Neu-Seeland, *T. Brownii*

Kronf. ebenfalls in Australien und Polynesien, *T. australis* Schumach. et Thonn. in Afrika einheimisch.

Die zierliche, nur 30—75 cm hohe *T. minima* Funk, deren Stengel unter der Infloresсenz in der Regel keine eigentlichen Laubblätter, sondern nur scheidenähnliche Niederblätter trägt, bewohnt vorzugsweise die Täler der europäischen Alpen und verbreitet sich mit den Flüssen abwärts; sie geht westlich bis Lyon, Avignon und Arles, nördlich bis zur bayerischen Pfalz, Donauwörth und an der Donau von Linz abwärts; ihr sonstiges Areal umfasst Italien, Ungarn, Serbien, Rumänien, Südrussland, den Kaukasus, Armenien, Afghanistan, Turkestan, die Songarei, Transbaikalien, Persien, die Oasen der Mongolei, das westliche Kansu und Nordchina (s. Graebner 25 S. 15).

Die in Deutschland bisher nur am Rhein bei Ichenheim unweit Offenburg gefundene *T. gracilis* Jord. kommt sonst im Rhône- und Isère-Gebiet vor und hat ihre nächsten Verwandten in der Mongolei (var. *Davidiana* Kronf.), sowie in Armenien (*T. Haussknechtii* Rohrb.).

Aus diesen Verbreitungsangaben lässt sich der Schluss ziehen, dass die Ausgliederung gewisser Nebenarten, wie z. B. *T. Shuttleworthii* aus *T. latifolia*, oder *T. gracilis* nebst ihren Nebenformen aus *T. minima* im Umkreis der zentraleuropäischen und zentralasiatischen Hochgebirgserhebungen — also mit Rücksicht auf die weit ausgedehnte Vergletscherung der genannten Gebiete während der Glazialzeit — erst in relativ jüngerer Zeit erfolgt sein kann. Dagegen haben innerhalb des Verwandtschaftskreises von *T. angustifolia* die mit dieser zunächst verwandten Nebenarten, wie *T. javanica*, *Mülleri*, *Brownii* und *australis*, weit getrennte, zur Hauptart peripherisch liegende Areale inne — ein Verhalten, das für Besiedelung dieser Gebiete mit uralten, mindestens tertiären, untereinander nahe verwandten Stammformen spricht.

Wie andere Glieder der Röhricht-Formation haben auch die *Typha*-Arten nur eine beschränkte, vertikale Verbreitung. Besonders auffallend zeigt sich dies im ungarischen Tieflande, dessen ausgedehnte Rohrwildnisse durch die klassische Schilderung Kerners bekannt sind; diese Formation verschwindet aber, wie Pax (44 S. 113) hervorhebt, gegen den Rand der Karpathen hin sehr bald und nur sehr bescheidene Bestände derselben treten in das karpathische Hügelland über. Auch für den hercynischen Florenbezirk hebt Drude (14 S. 260) die gleiche Erscheinung hervor und weist darauf hin, dass die oberen Vegetationslinien der *Typha*-Arten — wie auch von *Phragmites* — brauchbare kartographische Grenzen darstellen, die genauer festzustellen der Mühe wert erscheint. Schon bei Gebirgshöhen von 600 m werden die Vertreter dieser Teichufervegetation recht spärlich. Kerner (nach Drude 14 S. 257) fand Exemplare von *Typha latifolia* in Gebirgswässern, deren mittlere Temperatur zwischen 9,2—11° C schwankte; das noch kältere Quellwasser der Hochgebirge scheint ihrer Vegetation aber eine Schranke zu setzen. Auch O. Sendtner (60 S. 867) gibt als Höhengrenzen in Südbayern für *T. latifolia* 790 m, für *T. angustifolia* 532 m und für *T. minima* 503 m, desgleichen von Standorten im bayerischen Walde (61 S. 350) für die beiden erstgenannten Arten sogar nur 390 m an.

Nach ihren klimatischen Ansprüchen sind die *Typha*-Arten somit als Pflanzen von mittlerem Wärmebedürfnis zu bezeichnen, die sowohl den arktischen Gebieten als höheren Gebirgsregionen fern bleiben. Damit steht in Zusammenhang, dass eine im Gebirge höher aufsteigende Form von *T. latifolia*, die Varietät *Bethulona* Kronf., die (nach Kronfeld 39) im Ampezzotale auf der Tofana di Mezzo bei 1800 m beobachtet wurde, offenbar eine im Wuchs und in der Blattbildung reduzierte klimatische Abänderung darstellt.

Die Rohrkolben bevorzugen Überschwemmungsgebiete, in denen sich die im Wasser suspendierten, sandigen oder tonigen Detritusmassen im Gemenge mit

organischen Verwesungsresten als lockerer Schlamm niederschlagen. Die Wachstumsart und der anatomische Bau der horizontal wachsenden, reichlich mit Durchlüftungsräumen ausgestatteten Grundachsen ist in hervorragender Weise den Bedingungen eines solchen Schlamm-Mediums angepasst. Auch pflegen die Rhizome nebst den absterbenden, untersten Stengelteilen der Laubtriebe ein festes Netzwerk zu bilden, zwischen dem sich das im Wasser vorhandene Schwemm- und Schwebematerial anzusammeln vermag. Dadurch ist *Typha* im Verein mit ähnlich organisierten Pflanzen, wie vor allem *Phragmites communis* und *Scirpus lacustris*, befähigt, über stagnierenden oder der beständigen Zufuhr von Schwemmaterial besonders ausgesetzten Wasserläufen allmählich eine geschlossene Vegetationsdecke herzustellen und das Verwachsen („Verlanden") von Stromzweigen, Seebuchten und Tümpeln zu veranlassen.[1]) Doch spielt hierbei *Typha* wohl nur eine mehr untergeordnete Rolle, da ihre Stengel dem Wellenschlage grösserer Seen, wie z. B. des Bodensees, nach Beobachtungen von Schröter und Kirchner (167) nicht standhalten und sich z. B. an genanntem See auf einen Standort beschränken, der durch vorgelagerte *Phragmites*-Bestände geschützt ist. In kleineren Seen und Tümpeln sind die Rohrkolben dagegen häufige Bestandteile der „Verlandungsflora". Die genannten Forscher fanden am Bodensee *T. latifolia* und *angustifolia* gelegentlich in der „Grenzzone" angesiedelt, die zwischen dem Niveau des Hochwassers und Niederwassers gelegen ist und demnach periodisch überflutet wird.

Wie *Phragmites* und mehrere ihrer oben genannten Begleiter gehören auch die *Typha*-Arten zu den Torfbildnern.[2]) Reste von Rohrkolben sind daher sowohl in rezenten als interglazialen Torfmooren keine Seltenheit. Ihre Spuren in letzteren wurden z. B. durch C. A. Weber in dem interglazialen Torfmoor von Klinge unweit Brandenburg, durch denselben Forscher bei Fahrenkrug in Holstein (69 S. 9—10), desgleichen durch v. Fischer-Benzon (21) in den bei Anlage des Nordostseekanals aufgeschlossenen Torfmooren von Bornholt und Beldorf, ebenso in Nordböhmen durch Fr. Sitensky (62) nachgewiesen. Beiläufig liefern diese Funde, soweit sie sicher interglazialen Ursprungs sind, einen Beweis für das hohe Alter von *Typha* im mitteleuropäischen Florengebiet. In diesem Zusammenhange dürfte hier auch das häufige Auftreten einer mit *T. latifolia* nahe verwandten fossilen Art, der *T. latissima* A. Br., in Tertiärschichten zu erwähnen sein. Dieselbe besass eine weite geographische Verbreitung und ist nicht nur in der Schweiz, Oberschwaben, Elsass, im Samlande, in Böhmen und Ungarn, sondern auch in Colorado in Nordamerika durch L. Lesquerreux (40) gefunden worden.

Die Gattung *Typha* bietet somit das sichergestellte Beispiel eines Sumpfpflanzentypus, der bereits von der Tertiärzeit her auch während der die Tertiärflora stark umgestaltenden oder verdrängenden Glazialepoche in nur wenig veränderter Artausprägung (vergl. *T. Shuttleworthii* u. a.) sich sowohl in Europa und Asien als in Nordamerika bis zur Gegenwart erhalten hat.

Abänderungsformen der *Typha*-Arten treten (nach Ascherson und Graebner, Synopsis I, S. 272) vorzugsweise an Übergangsstandorten da auf, wo Heideboden in Wiesenmoore oder letztere in Sandboden übergehen. Bei *T. latifolia* variiert besonders die Länge und Gestalt der Kolben, sowie ihre gegenseitige Entfernung, ferner auch die Wuchshöhe und die Breite der Blattfläche, die bei manchen Formen bis auf 5—10 mm herabgehen kann.

Inwieweit die verschiedenen Arten von *Typha* zu normalem Gedeihen un-

[1]) Vgl. Warming (68 S. 184), J. Klinge (35), Schröter und Kirchner (167 S. 33—40).

[2]) Vergl. C. Schröter (56 S. 387), G. Andersson (2 S. 443).

gleiche Ansprüche an die Bodenunterlage stellen, lässt sich vorläufig nur auf Grund der Standortsangaben vermuten. Charakteristich ist z. B. für *T. minima* die Bevorzugung von Stromufern und ganz besonders der im Inundationsgebiet grösserer Ströme liegenden Schotterinseln. Es scheint dies eine Vorliebe genannter Spezies für kieselsäurereichen und zeitweilig wohl auch trockeneren Boden anzudeuten. Auch die starke Reduktion der Blattflächen, sowie Einzelheiten des anatomischen Baues lassen für *T. minima* — und ebenso für ihre Nebenart *T. gracilis* — einen stärkeren Grad von Xerophilie vermuten, als ihn *T. latifolia* und *T. angustifolia* besitzen. Diese Arten verlangen entschieden eine dauernd von Wasser überzogene Unterlage, scheinen aber doch in ihren Standortsansprüchen nicht völlig übereinzustimmen. So wird z. B. für die westpreussischen Moore, deren Flora neuerdings eingehend von Ahlfvengreen (1 S. 296) studiert wurde, angegeben, dass dort *T. angustifolia* immer nur in Rohrsümpfen an Seerändern, niemals in Torfgruben angetroffen wird, während *T. latifolia* ohne Unterschied sowohl im Röhricht als in Torfmooren vorkommt. Jedoch erwähnt J. B. Scholz in seiner Arbeit über die Pflanzengenossenschaften Westpreussens (55 S. 105) die beiden *Typha*-Arten als gemeinsame Bewohner des tiefen Wassers in Grünmooren. Ein den speziellen Lebensbedingungen von *T. angustifolia* in hervorragender Weise konformes Wohngebiet bilden nach S. Korshinsky (36) die Moräste des Wolgadeltas um Astrachan, in denen die Pflanze in ausschliesslicher Gesellschaft von *Phragmites communis* mächtige Bestände mit Riesenexemplaren bis zu $3^1/_3$ m Höhe zu bilden pflegt.

Nach einer von O. Sendtner (61 S. 350) gemachten Beobachtung bevorzugt *T. angustifolia* weiches, kalkarmes Wasser, während sich *T. latifolia* in dieser Beziehung indifferent zeigen soll.

Die Keimung[1]) der *Typha*-Samen erfolgt unter natürlichen Verhältnissen während des März oder April innerhalb des Wassers. Dietz (13 S. 31—33) beobachtete eine deutliche Abhängigkeit der Keimungsdauer von der Temperatur, doch sah er nur 20—30 % der Samen keimen. Nach Kronfeld (39 S. 134) beansprucht die Keimung bei einer Temperatur von 14—16 ° R bis zum Erscheinen des ersten Laubblatts die Zeit von 1—$1^1/_2$ Monaten und tritt bei 1—2jährigen Samen fast ausnahmslos ein. Die Keimfähigkeit scheint bei älteren Samen leicht zu erlöschen.

Die näheren Vorgänge bei der Keimung von *T. latifolia* schildert Dietz folgendermassen. Nach Quellung der Samenschale und Streckung des Keimblatts hebt die Radikula allmählich den hier ausgebildeten Samendeckel auf und zwar so, dass im Umkreis der Samenwand an den Punkten, wo die Wölbung beginnt, der innere Deckel (s. den Abschnitt: Frucht und Samen) platzt und der äussere Deckel in der Mitte aufgehoben wird, wodurch seine konkave Oberfläche ein gewölbtes Ansehen erhält. Endlich trennt sich der äussere Samendeckel an der Kreislinie, in der er mit der Samenschale zusammenhing, ab; gewöhnlich wird er nur zur Seite geschoben und bleibt an einem Punkte mit der Samenschale in Verbindung.[2])

In anderen Fällen keimt der Same innerhalb des ihn umschliessenden Perikarps (s. Fig. 187), so dass man das Abheben des Samendeckels nicht wahrnimmt.

Die Keimung erfolgt nach dem 6. Monokotylen-Typus von Klebs (**101**).

[1]) Der Keimungsvorgang von *Typha* wurde zuerst von L. C. Richard in Guillemins Arch. de Botan. I (1833) S. 197 (zitiert nach Kronfeld) beschrieben.

[2]) Vgl. die Abbildung in Kerners Pflanzenleben (I, S. 582). — Kronfeld (a. a. O. S. 133) beobachtete auch einen Ausnahmefall, bei dem der Samendeckel sich nicht öffnete und der kreisförmig gebogene Keimling seitlich durch die Samenschale brach.

Die zuerst hervortretende Radikula (s. Fig. 187 bei r) schwillt schon früh an, erhält dabei etwa die Gestalt eines Bandwurmkopfes (Kronfeld a. a. O.) und entwickelt einen Kranz von Wurzelhaaren (w), die sich schnell im Keimboden befestigen.[1]) Später streckt sich auch das Keimblatt bogenförmig hervor und biegt das Wurzelende erdwärts. Nicht sehr weit über dem Trichomkranz erscheint dann in der schmalen Keimblattspalte (s) das erste Blatt. Dieses wie auch die Hauptwurzel entwickeln sich einige Zeit weiter, dann schiebt sich die Spitze des zweiten Blattes hervor, darunter auch der Vegetationskegel der ersten Nebenwurzel; während dessen wachsen das Hypokotyl und die Hauptwurzel weiter. Hierauf tritt das dritte Blatt auf und mit ihm die Vegetationsspitze der zweiten Nebenwurzel. Mit der geförderten Entwicklung der Nebenwurzeln stellt die Hauptwurzel ihr Wachstum ein, doch bleibt ihr Stummel, insbesondere der angeschwollene Teil, noch längere Zeit erhalten. Der in der Samenschale verbleibende Teil des Keimblattes dient zur Aufsaugung des Endosperms. Zu diesem Zweck geht es aber keine Veränderung ein, seine oberflächlichen Zellen an der Berührungsstelle nehmen keine andere Gestalt an, es verhält sich vielmehr so wie bei vielen Liliaceen und Juncaginaceen (nach Ebeling[2]), bei denen der im Samen beibende Teil des Keimblatts keine Veränderung erfährt. Nach dem Aufsaugen des Endosperms bleiben nur die zerfallenden Zellen des Perisperms innerhalb der Samenschale übrig. Zuletzt ergrünt das gestreckte Keimblatt, wirft die Samenschale ab und funktioniert nun als Laubblatt, das jedoch bald abstirbt.

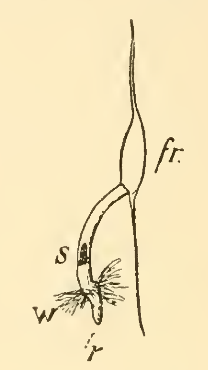


Fig. 187. *Typha angustifolia.* Keimung der Samen. fr Fruchtschale, s Keimblattspalte, r Keimwürzelchen, w Wurzelhaare. 7 : 1. (Nach Warming.)

Auch bei *T. angustifolia* und *T. Shuttleworthii* verläuft der Keimungsvorgang nach Kronfeld (a. a. O.) im wesentlichen dem von *T. latifolia* ähnlich. Meist trennt sich bei allen diesen Arten der Same nach kürzerem Verweilen der Frucht im Wasser leicht von der Fruchtschale, dagegen erfolgt dies bei *T. minima* (und *T. Laxmanni*) erst nach etwa 3 Wochen, wenn der Keim bereits stark angeschwollen ist. Das Aufreissen des Perikarps in einer Längsspalte, das von Rohrbach (48) für die letztgenannten Arten geleugnet wurde, tritt nach Kronfeld auch bei diesen ein.

Anatomisch besteht das Keimblatt von *T. latifolia* aus dünnen, gestreckten Zellen, von denen einzelne mit Raphiden erfüllt sind; die Epidermis führt hier und da Spaltöffnungen. In der jungen Keimpflanze treten sehr früh, von der Spitze des Keimblattes und den ersten Laubblättern ausgehend, Prokambiumstränge auf, die sich an ähnliche unter der Stammspitze entstandene Stränge anlegen und vereinigt mit ihnen durch die Anschwellung an der Übergangsstelle zwischen Hypokotyl und Hauptwurzel in letztere übertreten (Dietz 13). Die Entwicklung des Wurzelhaarkranzes geht von 4—5 Zellstreifen an dem angeschwollenen Wurzelhals aus (Warming 68).

Nach etwa viermonatlicher Entwicklung besitzt die Keimpflanze 3—4 Laubblätter und etwa ebensoviele Nebenwurzeln (s. Fig. 188).

Im ersten Lebensjahre erreichen die Blätter (von *T. angustifolia*) nach

[1]) Hierzu verdient folgende Beobachtung Kronfelds (39 S. 134) angeführt zu werden. Hebt man einen in Wasser ohne lockere Bodenunterlage erzogenen Keimling von *Typha* mit einer Pinzette vorsichtig heraus und setzt ihn auf feuchten Sand, so umklammern schon nach ganz kurzer Zeit die Wurzelhaare einzelne Bodenpartikelchen und halten den Keimling im Keimbett fest.

[2]) In Flora 1885, S. 199.

Warming bereits eine Länge von $^1/_3$ m und sind im November im Absterben begriffen. Die Verzweigung der Primärachse wird durch Knospen in den Laubblattachseln eingeleitet. Im Herbst ist bereits ein langer, ausläuferartiger Seitenspross (Fig. 189 A) angelegt, der zur Überwinterung bestimmt ist. Dieser wird an seiner aufgebogenen Spitze (Fig. 189 B) dicker und trägt an der Umbiegungsstelle zahlreiche Wurzelfasern.

Eine von Warming im Juli beobachtete, zweijährige *Typha*-Pflanze ragte mit ihren Blattspitzen bereits zu 1 m Höhe auf.

Die Wuchsverhältnisse der vollkommen erstarkten Pflanze sind bei *T. angustifolia* nach Warming folgende: Die bis 3 cm dicken Rhizome (Fig. 190) sind weich und bilden $^1/_2$—1 m lange, zunächst horizontal wachsende, dann an der Spitze in stumpfem Winkel sich aufbiegende (Fig. 190 C) und verdickte[1]) Niederblattsprosse. Die Zahl der Stengelglieder bis zur Umbiegungsstelle kann 10—12 betragen. Die Rhizome sind mit dicht an den Stamm gedrückten, zweizeilig gestellten, unten zart weissen oder rosaroten, nach oben zu gelblichen oder grünlichen Niederblattschuppen besetzt. An der erwähnten Umbiegungsstelle der Sprosse beobachtete Warming zwei Arten von Wurzeln: die einen sind 3—7 cm lang (Fig. 190 A bei a), strahlen nach

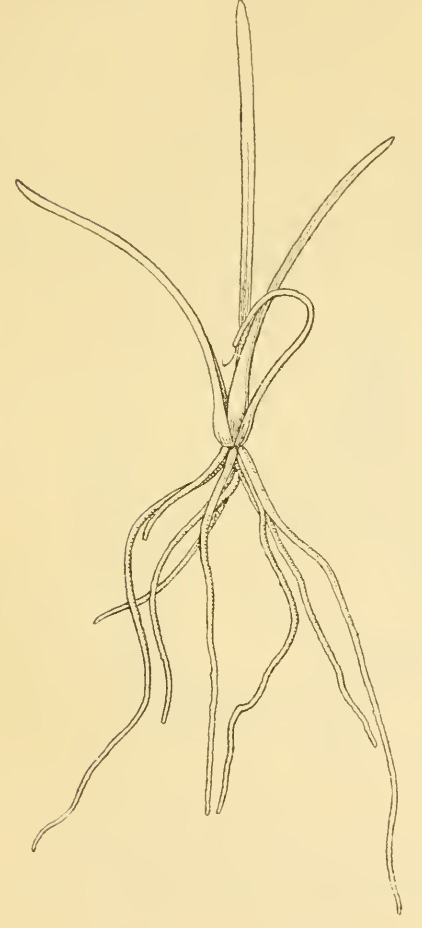


Fig. 188. *Typha Shuttleworthii.* Keimpflanze; auf der Spitze des Kotyledon ist noch die Samenschale sichtbar. 9 : 2. (Orig. K.)

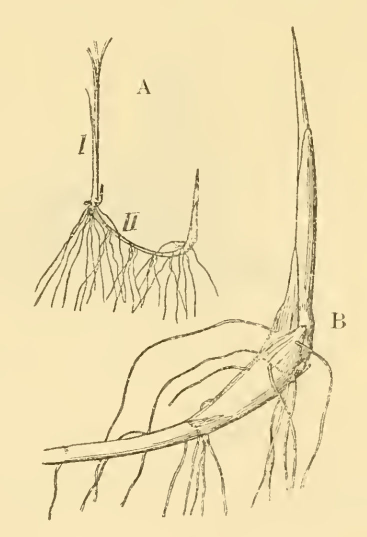


Fig. 189. *Typha angustifolia.* A Junge Pflanze im ersten Lebensjahre; der Primärspross I hat einen Ausläufer II gebildet. 1 : 6. B Ende des Ausläufersprosses von A. 2 : 3. (Nach Warming.)

[1]) Die bisweilen keuligen Anschwellungen der Rhizomenden sind besonders für fossile Rohrkolben ein charakteristisches Merkmal (nach Kronfeld 39, S. 114).

allen Seiten, auch nach aufwärts, aus und sind mit zahlreichen, unter rechten Winkeln abgehenden Wurzelhaaren besetzt, deren Länge regelmässig nach der Spitze zu abnimmt. Sie stellen die echte Form der Wasserwurzeln dar und dienen der Ernährung. Die zweite Form der Wurzeln (bei b) ist viel kräftiger und länger (bis 30 cm), sie wachsen aber nur abwärts in den Erdboden, entwickeln nur wenige und zerstreute Seitenwurzeln und dienen offenbar zum Festhalten der Pflanze. Wurzeln letzterer Art entwickeln sich in verschiedener Zahl an den Knoten der Stengelglieder. Auch Übergänge zwischen den beiden erwähnten Wurzelformen kommen vor. Die Verzweigung der Rhizome ist keine sehr ausgiebige und erfolgt sympodial, indem da, wo der Spross sich in die lotrechte Lage umbiegt, ein als Kraftknospe (Fig. 190 C bei II) angelegter Seitenspross (Erneuerungsspross) die horizontale Wachstumsrichtung fortsetzt. Das erste Niederblatt dieses Seitensprosses steht dem Tragblatte gegenüber. Vielfach entwickeln sich keine anderen Knospen als die genannte Kraftknospe, bisweilen kommen später auch noch andere, unter der ersten Knospe angelegte Seitensprosse zur

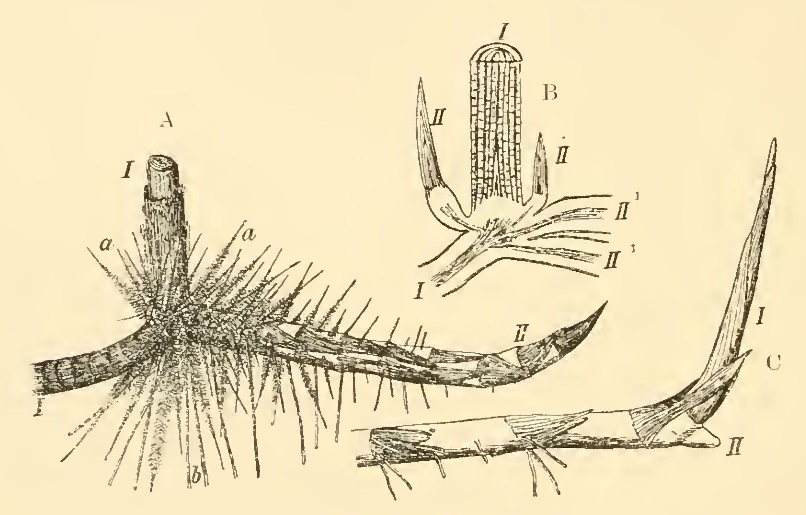


Fig. 190. *Typha angustifolia.* Sprossverhältnisse.

A Rhizomende; I Primärspross, II Ausläuferspross, a Wasserwurzeln, b Haftwurzeln. B Längsschnitt durch ein verdicktes Rhizomende; I Primärspross, II aufwärts wachsende Seitensprosse, II¹ Sekundärzweige des Rhizoms. C Anlage der Kraftknospe an einem Ausläuferspross, I aufwärts wachsender Teil des Primärsprosses, II Kraftknospe. 2 : 9. (Nach Warming.)

Ausbildung. Die Knospen besitzen häufig eine auffallend zugespitzte Form, wie sie zum Durchbrechen mechanisch widerstehender Bodenschichten besonders geeignet erscheint. Sobald ein Rhizomspross die lotrechte Stellung angenommen hat, produziert er nur Laubblätter, die ebenfalls wie die Niederblätter in der Stellung $^1/_2$ angelegt werden. Die aufwärts gerichteten Stengel bleiben mindestens ein Jahr lang oder noch länger sehr kurz (Stauchlinge) und erzeugen eine kräftige Blattrosette.

Die Sprosseinrichtung von *Typha* lässt sich somit als ein geophiles, horizontal wachsendes System bezeichnen, dessen Sprossspitzen zeitweilig zu photophilen, aufrechten und unter Umständen auch blühbaren Laubtrieben auswachsen, während die Erneuerung der geophilen Sprossteile von unterirdischen Niederblattknospen ausgeht.

Die Befestigung der *Typha*-Pflanze mittels ihrer Wurzeln und Rhizome im Boden ist nur eine lockere, so dass nach Warmings Zeugnis bei stärkerem

Wellenschlage ein Losreissen stattfinden kann. Infolgedessen siedelt sich *T. angustifolia*, z. B. im Skarridsee in Westjütland, immer an den geschütztesten Stellen an, wo sich auch die schwimmenden Nymphaeaceen auszubreiten pflegen.

Die Sprossverhältnisse von *T. latifolia* weichen nach der Darstellung von Raunkiär (**154** S. 258—263) nicht wesentlich von denen bei *T. angustifolia* ab. Die Dicke der Rhizomsprosse beträgt etwa 2,5 cm, ihre Länge mindestens 60 cm; in älterem Zustand sind sie mit den Fetzen der im Winter absterbenden Niederblätter besetzt. Sie besitzen nach genanntem Forscher die Fähigkeit, unter gewissen Verhältnissen — jedenfalls unter Mitwirkung des Lichts — ihre horizontale Wachstumsrichtung zu ändern. Dies kann man häufig am äusseren Rande von *Typha*-Beständen beobachten, wo der Boden stark abfällt. Die Ausläufer folgen hier dem Boden und wachsen ebenfalls schräg abwärts entweder in der obersten Schlammschicht oder ganz auf der Oberfläche des Schlammes. In einem von Raunkiär genauer beobachteten Fall war einer der Sprosszweige, der ursprünglich die gleiche Richtung mit seinen Nachbarsprossen hatte, am Grunde beschädigt worden, so dass er aus seiner Lage gebracht war und frei im Wasser liegend einer stärkeren Beleuchtung ausgesetzt wurde. Dies hatte zur Folge, dass sich die fortwachsende Sprossspitze plötzlich in rechtem Winkel abwärts bog. Auch beobachtet man es in ausgedehnten *Typha*-Beständen nicht selten, dass die Rhizomsprosse an Stellen, wo sie sich dicht zusammendrängen und beschattet sind, horizontal im Wasser liegen, aber am Rande, wo ihre Spitzen dem Licht ausgesetzt werden — wohl infolge von negativem Heliotropismus — scharf abwärts gebogen erscheinen.

Die Kraftknospe wird in der Achsel eines Niederblatts angelegt und dann später fast um die Länge eines ganzen Stengelgliedes bis zum Grunde des nächstfolgenden Blattes verschoben. Auch die folgenden Knospen erleiden eine Verschiebung. Das zweite oder dritte Blatt, das auf das Tragblatt folgt, entwickelt in der Regel eine kleine Blattfläche. In einem Spezialfall fand Raunkiär folgendes Verhalten: Das Tragblatt der Kraftknospe war 8 cm lang, das nächste Blatt 13 cm, das drittfolgende 18 cm, alle ohne Spreite; das vierte Blatt besass eine 19 cm lange Scheide und eine 3 cm lange Spreite. In den Achseln aller dieser Blätter wie auch der folgenden Laubblätter waren Knospen angelegt, von denen die später gebildeten an Grösse stark abnahmen. Die Angabe Falkenbergs (20 S. 90), dass Knospen nur in den Achseln von Laubblättern angelegt würden, beruht somit jedenfalls auf einem Irrtum.

Bisweilen kommt nur die Kraftknospe zur Weiterentwicklung; am häufigsten wachsen gleichzeitig noch zwei oder drei Knospen oder doch wenigstens eine von ihnen weiter.

Am blühbaren Stengel folgen auf die Kraftknospe zunächst 10 kurze Stengelglieder, dann mindestens 11 gestreckte Glieder.

Die Laubblätter, die bis 0,5 m lange Scheiden haben, tragen kleine Knospen in ihren Achseln, von denen die obersten ganz verkümmert erscheinen. Die gestreckten Internodien sind, abgesehen vom obersten, über dem letzten Laubblatt stehenden Stengelglied, 3—13 cm lang; letzteres übertrifft alle vorausgehenden an Länge und wird über 60 cm lang; mit Hilfe dieses Gliedes hebt sich später der Blütenstand über die Blattscheiden hinaus.

Meist werden 1—2 Sprossgenerationen in jeder Vegetationsperiode gebildet. Im ersten Jahr wird, wie bei *T. angustifolia*, der ausläuferartige Spross angelegt und im zweiten Jahr eine kräftige Laubblattrosette entwickelt. Wahrscheinlich können die Sprosse im dritten Jahr blühen, aber ein grosser Teil von ihnen gelangt überhaupt nicht zum Blühen, so dass man oft ausgedehnte Bestände ohne einen einzigen Blütenstengel antrifft. Besonders scheint dies in tiefem Wasser

mit lockerem Moorboden der Fall zu sein, wo die Bildung und Wanderung der Rhizome begünstigt ist.

Ein am Rande eines kleinen Teichs bei Dahlem unweit Berlin wachsendes, von Loew Mitte Mai 1905 untersuchtes Exemplar von *T. latifolia* hatte dicht unter der sterilen Laubblattrosette einen ebenfalls sterilen Seitenspross angelegt, der in Form eines kurzen, aufwärts gebogenen Hakens zur angegebenen Zeit eine Länge von 7,5 cm bei einer Dicke von 1,2 cm erreicht hatte. Dieser Spross zeigte deutlich einen allmählichen Übergang von Niederblatt- zu Laubblattbildung und hatte offenbar der zu trockenen Bodenunterlage wegen die Entwicklung von horizontalen Sprossgliedern unterlassen. Die Seitensprosse können somit auch ohne Ausläuferbildung sofort eine Laubblattrosette erzeugen.

Wie bei *Sparganium* bilden bei *Typha* die beiden dem Stengel entspringenden Blattreihen eine steile Schraubenlinie, die sich auch in der Richtung der Blattspreiten zu erkennen gibt. Meist ist diese Spirale rechtsläufig und an dem aus der Kraftknospe hervorgehenden Spross mit der des Muttersprosses homodrom (Raunkiär).

Die Laubblätter besitzen stark entwickelte Blattscheiden, die etwa $^1/_3$—$^1/_2$ der Gesamtlänge ausmachen, sich mit zarten, übereinander gerollten Rändern

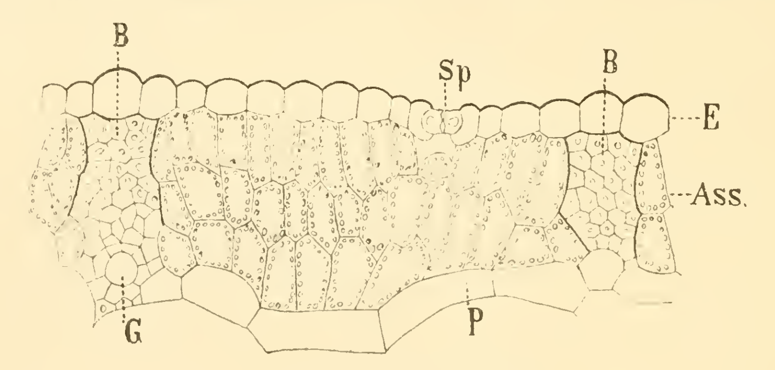


Fig. 191. *Typha latifolia.*
Querschnitt durch den oberen Teil der Blattspreite an der Blattaussenseite.
E Epidermis, Sp Spaltöffnung, Ass Assimilationsparenchym, P Saftparenchym, G Gefässbündel, B Baststränge. 195 : 1. (Orig. Dr. W. Lang.)

umschliessen und oben in eine lappenartige Hervorragung endigen. Die Länge des entwickelten Blattes von *T. latifolia* beträgt bis 3 m, von *T. angustifolia* nach Warming sogar 4 m, wovon die Hälfte auf den unteren, im Wasser oder im Bodenschlamm stehenden Teil zu rechnen ist. Riesige Blätter kommen auch bei der afrikanisch-ostindischen *T. elephantina* vor (s. Kronfeld 39, S. 115).

Die Blattspreiten sind bei *T. angustifolia* etwa 4—10, bei *T. latifolia* 10—25 mm breit (Raunkiär). An der Spitze sind sie flach und dünn, weiter abwärts nehmen sie an Dicke zu. An der Oberseite sind sie etwas konkav, unterseits stark gewölbt. Sie werden von schwach hervortretenden Längsnerven durchzogen, zwischen denen eine Anzahl noch schwächerer sichtbar ist. Für *T. minima* ist die Reduktion der subfloralen, unter der Inflorescenz stehenden Blätter zu fast spreitenlosen Scheidenblättern charakteristisch, während diese bei der nahe verwandten *T. gracilis* eine den Stengel überragende, nur etwa 1 mm breite und unten etwas rinnige Blattfläche entwickeln. (Siehe weiter unten.)

Auffallend erscheint (bei *T. latifolia*, *Shuttleworthii* und *angustifolia*) eine schraubige Drehung der Blattspreite, die 1—$1^1/_2$ Umläufe um ihre eigene Achse macht, so dass ihre Kanten mindestens an zwei Stellen gegen den Wind gerichtet

sind, wenn derselbe in einer beliebigen Richtung weht. Durch diese schon von Schnizlein (54 S. 6) hervorgehobene Einrichtung wird sowohl die Grösse der gegen den Wind gerichteten Oberfläche vermindert, als auch das Einknicken der Spreite in hohem Grade erschwert (Raunkiär[1]). Mit der schraubigen Drehung der Blattfläche steht nach Raunkiär eine schwache Drehung des Stengels selbst in Zusammenhang, die sich aus dem Verlauf der beim Eintrocknen rippenförmig vorspringenden Baststränge im Umkreis der Stengelrinde erkennen lässt.

Der anatomische Bau der vegetativen Organe von *Typha* steht mit ihrer ökologischen Aufgabe in deutlichem Zusammenhange.

In den Blättern (Fig. 191) liegt unmittelbar unter der Epidermis (E) beiderseits eine ziemlich mächtige Parenchymlage, die im Aussenteile von assimilierenden Palissadenzellen (Ass), im Innern von saftführenden Zellen (P) hergestellt wird. Auf der Grenze beider Schichten befindet sich eine Reihe ziemlich dicht gestellter, grosser und kleiner Gefässbündel (G), deren Bastbeläge (B) sich oberseits an die Epidermis lehnen. Die grossen Stränge werden auch auf der Unterseite von Bastbelägen geschützt. Zwischen den Gefässsträngen liegen unmittelbar unter der Epidermis ausserdem einzelne isolierte Bastbündel. Die Epidermiszellen, die über Bastbündeln gelagert sind, haben dickere Wände und sind etwa dreimal so hoch als

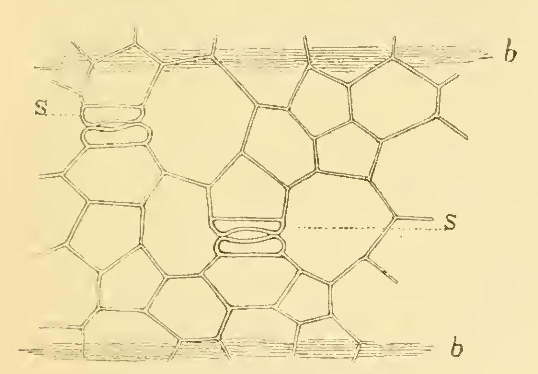


Fig. 192. *Typha latifolia.*
Epidermis des Blattes in der Flächenansicht.
s Spaltöffnungen, b subepidermale Baststränge.
200 : 1. (Orig. Loew.)

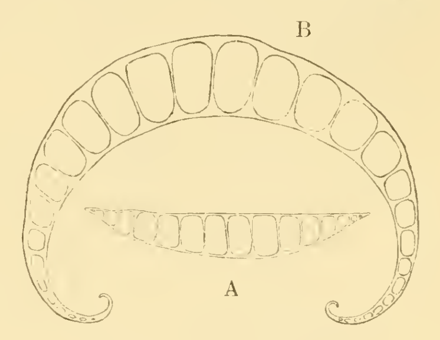


Fig. 193. *Typha latifolia.*
Luftkammern im Blatt.
A Querschnitt durch den mittleren und B durch den unteren Teil des Blattes. 3 : 1.
(Orig. Dr. W. Lang.)

die übrigen, so dass eine grosse Menge feiner Rippen auf der Blattfläche hervortreten. Spaltöffnungen[2]) stehen sowohl auf der Blattoberseite wie der Unterseite, ihre Schliesszellen (Fig. 191 Sp, Fig. 192 bei s) liegen wenig tiefer als die übrigen Epidermiszellen. Die jungen Blätter sind vom Wasser nicht benetzbar (Raunkiär).

Im Blattinnern verlaufen von der Blattspitze bis zum Grunde zahlreiche, von mehreren Schichten safthaltiger Parenchymzellen gebildete, parallele Scheidewände (Fig. 193), die zwischen den beiden Blattseiten ausgespannt sind. Sie enthalten jederseits ein Leitbündel (Fig. 194), das von einem Bastbelag begleitet

[1]) Die Einrichtung dieser Drehblätter ist auch durch Schwendener (59 S. 101), sowie Kerner von Marilaun (96 I S. 412) näher erläutert worden. Vgl. Hansgirgs Phyllobiologie (S. 131).

[2]) Die Spaltöffnungen (Fig. 192) beschränken sich auf die Streifen der Epidermis, die zwischen den subepidermalen Bastbündeln liegen. Ihre Spalten sind parallel den letzteren gestellt. Die Schliesszellen haben (bei *T. latifolia*) in der Flächenansicht eine Länge von 18—25 μ und eine Breite von 5,4 μ. (Loew.)

wird. Der Bau des Blattes ist also ein solcher, wie er auch sonst in zahlreichen Fällen bei Monokotylen zur Herstellung der Biegungsfestigkeit bilateraler Organe verwendet wird.[1]) Am Blattrande sind die Zellen der Scheidewände sechskantig-prismatisch und schliessen dicht aneinander.

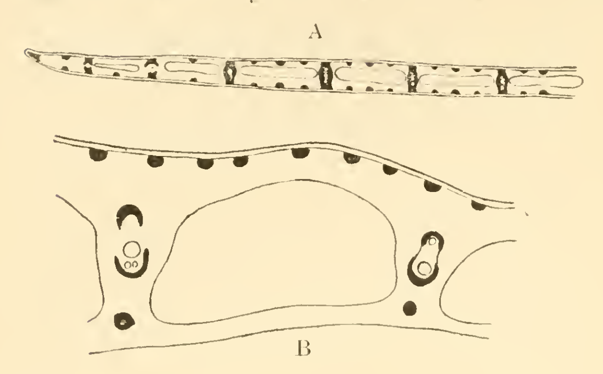


Fig. 194. *Typha latifolia.*
Verteilung des mechanischen Gewebes im Blatt.
Teile des Blattquerschnittes von der oberen (A) und der unteren (B) Partie des Blattes; die mechanischen Elemente schwarz angegeben. A 15 : 1, B 22 : 1. (Orig. Dr. W. Lang.)

Durch die Längswände, deren Zahl mit der Blattbreite abändert — bei *T. angustifolia* sind es bis 15, bei *T. latifolia* über 20, bei *T. minima* (Fig. 195) nach der Blattspitze zu nur 3 — zerfällt das Blatt innen in enge Luftkanäle (Fig. 193). Diese werden durch quer laufende Wände weiter in eine sehr grosse Zahl kleinerer Kammern[2]) von etwa quadratischem Umriss gefächert. Da aber diese Zwischenwände nur aus einer einzigen Lage sternförmiger Zellen bestehen, kann die Luft in den Luftkammern derselben Längsreihe ungehindert zirkulieren. Der geschilderte, lakunöse Bau erleichtert nicht nur die Durchlüftung, sondern erhöht die Biegsamkeit und Elastizität der Blattfläche bei Winddruck (Raunkiär).

Auch die Rhizomrinde entwickelt Luftkanäle, die der Wachstumsachse parallel laufen (Falkenberg 20 S. 90 bis 91) und dem Bedürfnis gesteigerter Durchlüftung des im nassen Schlammboden wachsenden Organs entsprechen. Die betreffenden Zellen der Innenrinde sind sternförmig mit 3—5 Armen, welche die Luftkanäle begrenzen. Die Zellen führen Schleim.

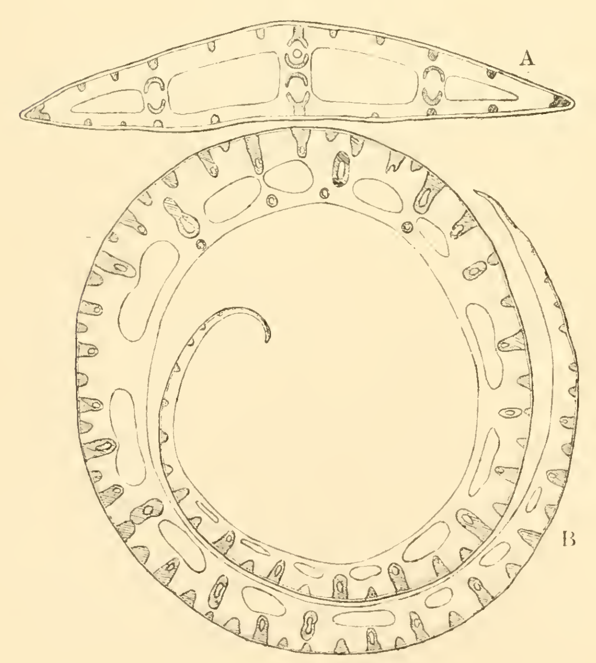


Fig. 195. *Typha minima.*
Verteilung des mechanischen Gewebes im Blatt.
Querschnitt durch den oberen (A) und den unteren (B) Teil eines Blattes; die mechanischen Elemente schraffiert. A 22 : 1, B 15 : 1. (Orig. Dr. W. Lang.)

[1]) Vgl. Schwendener (59 S. 79).

[2]) Die Höhe der Luftkammern in der Blattscheide von *T. latifolia* beträgt durchschnittlich etwa 1,7 mm, die Breite der lakunösen Querwände 2 mm; übrigens sind

hier und da auch Gerbstoff (Raunkiär.) Nach innen zu wird die Rindenschicht des Rhizoms von einer Schutzscheide[1]) begrenzt, die ihrerseits wieder einen Mantel zartwandiger Zellen umschliesst. In der Rinde verlaufen zahlreiche kleine, von Bastbelegen umgebene Leitbündel.

Die Mitte des Zentralzylinders wird von einem sehr lockeren Parenchym eingenommen, das reichliches Reserve-Stärkemehl enthält und das Rhizom als Organ der Stärkespeicherung kennzeichnet. Die äusseren Bündel des Zentralzylinders bilden einen ziemlich dichten Kreis.

Spaltöffnungen sind auf dem Rhizom nach R. Hohnfeldt[2]) nicht vorhanden.

Da wo die Rhizomsprosse nach oben umbiegen und an die Luft übertreten, macht sich auch eine bemerkenswerte Veränderung in ihrem anatomischen Bau geltend (s. Falkenberg a. a. O. S. 91), indem zunächst der Durchmesser der

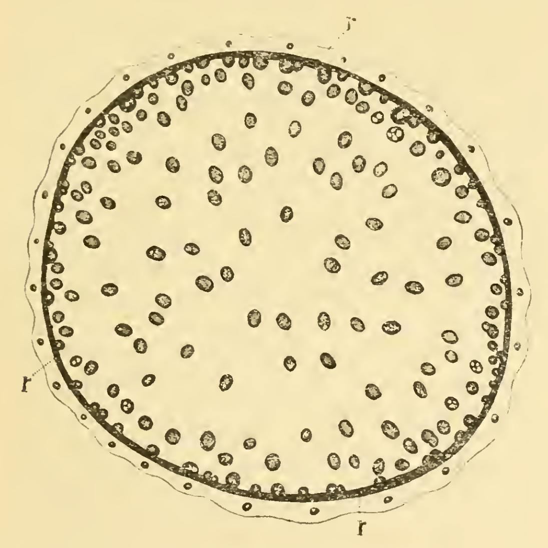


Fig. 196. *Typha latifolia.*
Verteilung des mechanischen Gewebes und der Gefässbündel im Stengel.
Querschnitt durch einen Stengel, mit Andeutung der Gefässbündel und der (schwarz ausgeführten) mechanischen Elemente; r ein sklerenchymatischer Hohlzylinder. 10 : 1. (Orig. Dr. W. Lang.)

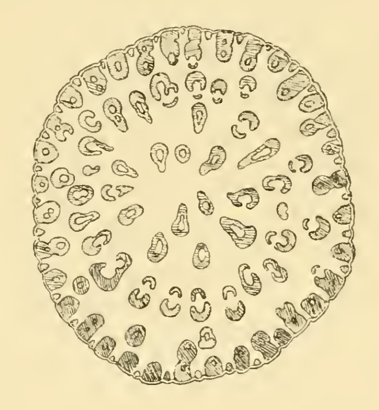


Fig. 197. *Typha minima.*
Verteilung des mechanischen Gewebes und der Gefässbündel im Stengel; die mechanischen Elemente schraffiert.
15 : 1. (Orig. Dr. W. Lang.)
Der sonst vorhandene Bastring ist in periphersche einzelne Bündel mit ringsherum gehenden Bastbelägen aufgelöst; dazwischen liegen kleine subepidermale Bastrippen. Die Bastbeläge der inneren Bündel sind vielfach durchbrochen.

Rinde abnimmt, sowie der Unterschied zwischen der Innenrinde und der sie aussenseits umschliessenden Parenchymschicht allmählich verschwindet. Ebenso verschwinden die Luftkanäle, und die zartwandigen Elemente in der Aussenschicht des Zentralzylinders werden mehr und mehr prosenchymatisch, indem sie in Bastfasern übergehen, wie sie zur Herstellung eines mechanisch festen Gerüstes im Luftstengel von *Typha* Verwendung finden (s. Schwendener

---

ausser vollständig durchgehenden Querlamellen auch solche vorhanden, die nur zwischen einem Teil der Längswände ausgespannt sind (Loew).

[1]) Falkenberg (a. a. O. S. 90) bezeichnet die Rindenscheide als verholzt, während Saccardo (49) nur eine leichte Verkorkung an den Radialwänden der Endodermis angibt.

[2]) Nach Bot. Jahresb. 1880. I. S. 48.

59 Taf. VII Fig. 7 und p. 74.) Der Bast bildet hier einen einfachen Hohlzylinder (Fig. 196 und 197) mit eingebetteten oder angelehnten Mestomsträngen. Hier und da wird der Ring übrigens nach A. Tschirch (64) durch dünnwandige, unverholzte Zellen durchbrochen.

Im anatomischen Bau der Blütenstandachse macht sich nach Dibbern (12 S. 342—347) der Umstand geltend, dass da, wo die Achse einseitig oder ringsum mit Blüten besetzt ist, der mechanische Ring teilweise oder ganz verschwindet und in einzelne Gefässbündel mit ringsherum gehenden Bastbelägen aufgelöst erscheint. Dagegen bleibt an der Unterbrechungsstelle zwischen ♂ und ♀ Blütenstand — z. B. bei *T. angustifolia* und *Laxmanni* — der mechanische Ring erhalten. Die Strukturänderung lässt sich sowohl aus ernährungsphysiologischen Gründen als auch aus mechanischen Gesichtspunkten erklären.

Einige Verschiedenheiten, die in der Verteilung des mechanischen Gewebes im Stengel von *Typha minima* beim Vergleich mit *T. latifolia* hervortreten, sind aus Fig. 196 und 197 ersichtlich.

Die eiweissleitenden Elemente (Siebröhren) im Leptom von *Typha* wurden von E. de Janczewski (33) untersucht, der ihre Übereinstimmung mit denen von *Phragmites*, *Sparganium ramosum* und zahlreichen anderen Pflanzen mit dauernd aktiven Siebröhren hervorhebt.

Die Wurzeln von *T. latifolia* fanden Van Thieghem und H. Douliot (65 S. 300—301; Taf. XXI Fig. 319—322) polyarch gebaut mit 12 Gefäss- und ebensovielen abwechselnden Siebteilen. Raunkiär beschreibt den Zentralzylinder der Wurzeln als 25strahlig mit dickwandigem Mark und hebt das Fehlen eines mechanischen Ringes in der Wurzel im Gegensatz zu *Sparganium* hervor. Die Luftkanäle der Innenrinde sind wenig zahlreich; die Zellen der deutlich entwickelten Endodermis haben verdickte Innen- und Seitenwände.

Im Grundparenchym des Stengels, der Blätter und der Rhizome von *Typha* kommen raphidenführende Zellen vor (nach Paschkewitz 43 S. 26—27). Kristalldrusen finden sich nur in den sternförmigen Zellen der Blattdiaphragmen; prismatische Kristalle sah Paschkewitz im Baste des Stengels und der Blätter. Kronfeld (38 S. 154—156) wies Raphiden von Calciumoxalat beiläufig auch in den Staubblättern von 7 *Typha*-Arten nach. Ein hier anhangsweise zu erwähnender Zellinhaltsbestandteil — und zwar der Pedicelli der weiblichen Blüten — ist ein schon von Schnizlein bemerkter, ölartiger Körper, den Kronfeld (a. a. O.) als ein in Alkohol lösliches Harz bezeichnet.

Schutzmittel. Eine eigenartige Schutzeinrichtung besitzen die *Typha*-Blätter in ihrem Scheidenteil, der ja zeitweilig ganz oder teilweise in Wasser untergetaucht leben muss und daher die Rolle eines Hüllorgans für die jungen Anlagen der Infloreseenz in ihren ersten Entwickelungstadien spielt. Die Innenseite der Blattscheide zeigt sich nämlich mit einem auffallend reichlichen Überzug von Schleim ausgestattet. Die Sekretion desselben geht nach Falkenberg (20 S. 92) von Epidermis-Zellgruppen aus, die nur vor den festen Bastrippen der Scheiden entwickelt sind, dagegen an den Zwischenpartien über den Luftlücken fehlen. Die betreffenden Zellen kommen durch wiederholte, senkrecht zur Wachstumsrichtung des Blattes erfolgende Querteilungen einer Mutterzelle zustande und sind daher von den übrigen Epidermiszellen durch ihre Kürze unterschieden. Ihre Aussenwände sind nicht kutikularisiert, sie erscheinen aufgetrieben und mit reichlichem Schleim bedeckt. Falkenberg erblickt in dieser Schleimabsonderung ein Mittel, den Reibungswiderstand zu vermindern, den die fest zusammenschliessenden Blattscheiden auf die wachsende Stengelspitze ausüben. Da der Druck über den etwas vorspringenden Bastrippen am stärksten sein muss, sollen die Schleimzellen gerade hier ausschliesslich entwickelt sein. Raunkiär (154) betrachtet die Einrichtung als ein Schutzmittel

gegen das Einknicken durch Winddruck, indem die Scheiden trotz ihres festen Zusammenschlusses infolge der Schleimabsonderung doch leicht übereinander fortzugleiten vermögen. Offenbar wird durch die Schleimschicht aber auch der Zutritt des umgebenden Wassers zu den jugendlichen, von den Blattscheiden umschlossenen Organen der zur Inflorescenz auswachsenden Stammspitze verhindert und dadurch ein ähnliches Schutzmittel gewonnen, wie es die Schleimüberzüge zahlreicher Wasserpflanzen nach den Untersuchungen von A. J. Schilling[1]) darstellen.

Stärkere Winde biegen die *Typha*-Pflanzen oft derartig um, dass die Blattspitzen die Oberfläche des Wassers berühren. Trotzdem pflegt dabei weder ein Einknicken der Blattspreiten noch der im Wasser stehenden Scheidenteile noch eine Entwurzelung einzutreten. Alle die hierbei mitwirkenden Einrichtungen der Blätter, Rhizome und Wurzeln, wie sie im vorangehenden Abschnitt geschildert sind, können daher im ökologischen Sinne als Schutzmittel der Pflanze betrachtet werden.

Blütenstand. Im Monat März oder April des dritten — bisweilen auch schon des zweiten Lebensjahres — lassen sich an den sich zum Blühen vorbereitenden *Typha*-Pflanzen gewisse Veränderungen wahrnehmen. Dieselben sind nach Dietz (13 S. 4—7) von den Standortverhältnissen abhängig und treten an Individuen, die im Wasser wachsen, oft 3—5 Wochen früher ein als an Exemplaren trockener Standorte.

Die zuerst eintretende Veränderung an der überwinterten, blühbaren Stauchlingspflanze besteht in Verlängerung der vorjährigen Stengelglieder und in der Anlage sowie Streckung neuer Blätter und Stammglieder. Die Gesamtzahl der die blühbare Achse (von *T. latifolia*) herstellenden Internodien gibt Dietz (13 S. 5) auf 8—15 an, wobei die Glieder der Inflorescenz, an denen die Blüten entstehen, nicht eingerechnet sind. Der Durchmesser des untersten Stammgliedes beträgt etwa 2,3 cm, der des obersten Gliedes ca. 0,6 cm. Am meisten verlängert sich das oberste, subflorale Stielglied, das an Länge den unter ihm sitzenden 4—5 Gliedern gleich kommt und in seiner starken Streckung an ähnliche Verhältnisse des Cyperaceen-Stengels oder auch mancher Gramineen wie *Gynerium* und *Arundinaria* (nach Kronfeld 39 S. 117) erinnert. Vor der Anlage der Blütenorgane wachsen die Glieder der Inflorescenz rascher als die oberen Stielglieder, später ist es umgekehrt, so dass nach der Bildung der männlichen Blüten der von Hüllblättern umschlossene Blütenstand aus den Scheiden der Laubblätter hervortritt. Vor beginnendem Blühen erhebt sich der Blütenstand ziemlich schnell bis zur Höhe der Blattspitzen oder noch höher; diese Streckung hält bis zum Schluss des Blühens an.

Der weibliche, unten stehende Blütenstand ist der Regel nach der längere, das unterste männliche Blütenstandsglied kommt ihm an Länge fast gleich, die höher stehenden bleiben bedeutend kürzer. Die Zahl der eigentlichen Inflorescenzglieder variiert nach Dietz bei *T. latifolia* zwischen 4—10, wovon einer — seltener 2 — auf die weibliche, die übrigen auf die männliche Blütengemeinschaft kommen. Die Länge dieser Glieder wechselt zwischen 3—5 cm.

Die männliche Blütenstandachse behält lebenslänglich die abgeplattete Form bei, die sie während ihrer Entwickelung durch den Druck der umschliessenden Blattscheiden erhielt. Auch die Achse des weiblichen Blütenstandes hat anfangs eine flach elliptische Querschnittsform; später wird jedoch mit dem Aufhören des Drucks der Stamm durch Fortwachsen eines merismatisch gebliebenen Ge-

[1]) In Flora 1894 S. 280—360. — Welche Bedeutung die von Kronfeld 39 S. 116 angegebene Tatsache hat, dass innerhalb der Blattscheide von *Typha* vereinzelte Spaltöffnungen mit 2 Paaren von Nebenzellen auftreten, steht dahin.

webemantels zylindrisch. Auffallend ist es, dass der subflorale Achsenteil (Infloreszenzstiel) stets eine zylindrische Querschnittsform besitzt.

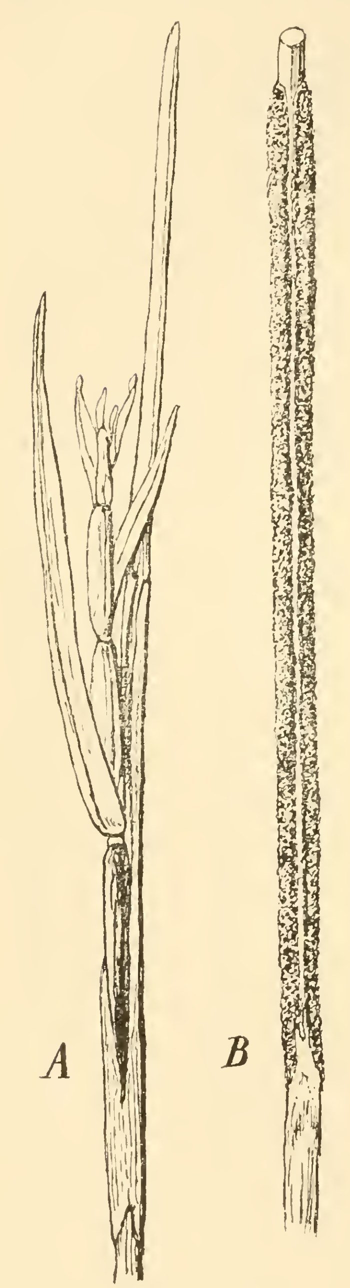


Fig. 198. *Typha.*
A Infloreszenz von T. latifolia, noch von Hochblättern umhüllt. B untere, weibliche Infloreszenz von T. angustifolia, nur mit Blütenresten besetzt, sodass die von Blüten freie Längszeile sichtbar wird. 1 : 3. (Nach Schnizlein.)

An der sich entwickelnden Inflorescenzachse tritt in zweizeiliger Anordnung (Fig. 198 A) eine Reihe von Blattbildungen auf (s. Dietz a. a. O. S. 33—34). An den untersten Stamminternodien sitzen Blätter mit sehr kurzen Scheiden und kaum ausgerandeten Blattspitzen. Dann folgen am untersten Teil des Blütenstandes Blätter, deren Scheiden sich stärker entwickeln als die Spreite; auch sind ihre Blattspitzen deutlich ausgerandet. Sie gehen durch Zwischenstufen allmählich in ein eigentliches Hüllblatt über, dessen Scheide um vieles länger ist als die Spreite und das den sich entwickelnden Blütenstand vor dem Blühen vollständig einschliesst. Eine vierte Gruppe von Blättern (Hochblättern) sitzt an den Knoten der eigentlichen Inflorescenz. Das unterste derselben sitzt dicht unter dem Blütenstand und umschliesst denselben ebenfalls: es besitzt nur eine sehr kleine, zweispitzige Spreite. Das folgende Hüllblatt steht auf dem zwischen weiblichen und männlichen Blütenstand befindlichen Knoten und ähnelt in seiner Gestalt dem vorausgehenden Blatt. In selteneren Fällen erstreckt sich der weibliche Blütenstand auf 2 Glieder und besitzt dann auch 2 Hüllblätter. Die Spreiten der Hüllblätter sind immer durch Zweispitzigkeit [1]) ausgezeichnet und ragen in ihrer Jugend bis zum Gipfel des Blütenstandes auf, schreiten dann aber im Wachstum fort und überragen die Inflorescenz. Die unteren Hüllblätter färben sich grün, die oberen erscheinen gelblich und häutig; mit dem Blühen verwelken sie und fallen dann bald ab. Am längsten erhält sich im vertrockneten Zustande in der Regel das Hochblatt am Grunde der männlichen Blütengemeinschaft bei *T. minima* (nach Kronfeld 39 S. 117).

Der gewöhnlich als Kolben bezeichnete Blütenstand von *Typha* ist morphologisch in sehr verschiedener Weise gedeutet worden. [2]) Ohne auf die hierbei aufgestellten Theorien näher einzugehen, mag hier nur die Auffassung erwähnt sein, die Čelakovsky (9) aus dem Vergleich der Inflorescenz von *Sparganium* mit der von *Typha* herleitet. Bei ersterer Gattung sind die weib-

[1]) Goebel (24 S. 299) hat nachgewiesen, dass an der jungen Inflorescenz von *Typha* die obersten Hochblättchen sich in 2 oder mehr vollkommen getrennte Stücke spalten können.

[2]) Vgl. Kronfeld, Über den Blütenstand der Rohrkolben (37).

lichen, in den Achseln der unteren Hüllblätter stehenden Köpfchen bekanntlich ganz frei ausgegliedert oder nur mit ihren Stielen eine Strecke weit mit der Hauptachse verbunden; dagegen ist an den höher stehenden, männlichen Köpfen eine stärkere Verschmelzung des Köpfchenträgers (Receptaculum) und der Hauptachse eingetreten, so dass das Receptaculum nur als „seitliche Rindenwucherung der Hauptachse" erscheint. „Denken wir uns dieses Receptaculum weiter um die Hauptachse herumreichend, so dass nur dem Deckblatt gegenüber ein Längsstreifen derselben unbekleidet erscheint, so haben wir die Form der *Typha*-Infloreseenz" (nach Kronfeld a. a. O. S. 87). Einen weiteren Beweis für diese Anschauung findet Kronfeld in der Tatsache, dass an der Spindel der weiblichen Inflorescenz eine von Blütenstielen völlig freie Längszeile (s. Fig. 198 B) sich vorfindet, die noch am reifen Kolben als seichte, lineare Furche[1]) vom oberen zum unteren Ende herabläuft. Besteht die weibliche Inflorescenz, wie es bisweilen vorkommt, aus 2 Stockwerken, so sind entsprechend der zweizeiligen Stellung der Inflorescenz-Tragblätter auch die blütenfreien Furchen der übereinanderstehenden Internodien entgegengesetzt orientiert. Teratologische Fälle, in denen von der erwähnten blütenfreien Zone radiäre, die Kolbenspindel bis zum Zentrum durchsetzende Spaltungen ausgehen und eine longitudinale Zweiteilung — bezw. Dreiteilung — des Kolbens hervorrufen, sind nach Kronfeld als eine weitere Stütze der „Sparganium-Theorie" anzuführen.

Im blühreifen Zustande erreichen die männlichen und weiblichen Inflorescenzen bei *T. latifolia* je eine Länge von 6—30 cm und sind annähernd gleich lang, bei *T. Shuttleworthii* ist dagegen der männliche Blütenstand meist um die Hälfte kürzer als der weibliche. Bei *T. angustifolia* bleibt in der Regel eine 1—9 cm breite Zone zwischen den beiden Blütengemeinschaften blütenfrei, während diese bei den erstgenannten Arten dicht aneinander zu liegen pflegen. Auflösung des weiblichen Kolbenteils in 2 oder 3 getrennte Abschnitte kommt im Zusammenhange mit der Ausbildung mehrerer für die weibliche Inflorescenz bestimmter Internodien bisweilen vor.

Blütenentwickelung, Bestäubung. Die männlichen Blüten treten unterhalb des jungen Inflorescenzscheitels in akropetaler Folge als flachgewölbte Höcker auf, die direkt zu 2, 3 oder mehr (5—7) Staubblättern auswachsen (s. Goebel 53, S. 403—406). Die zwischen den Blütenhöckern vorhandenen Lücken werden später durch kleinere Höcker ausgefüllt, die sich zu Trichomen ausgliedern. Diese werden morphologisch als den Haarbildungen im Umkreis der weiblichen Blüten homolog betrachtet und sind entweder fadenförmig oder an der Spitze geweihartig gegabelt. Sie überragen anfangs die dicht zusammengedrängten Staubblätter und ersetzen in diesem Stadium das hier nicht vorhandene Perianth. Bei *T. minima* und *T. gracilis* fehlen übrigens diese Haare vollständig.

Die ausgebildete männliche Blüte (Fig. 199) trägt auf einem fadenförmigen Stiele[2]) in der Regel 3 Antheren; diese entwickeln in ihren 4 Ecken je ein Pollenfach, das von einem 1—2 schichtigen Endothecium umgeben wird. Das Konnek-

---

[1]) Wegen der dichtgedrängten Stellung der weiblichen Blüten ist die blütenfreie Zone am frischen Kolben ohne Präparation nicht sichtbar (Vgl. Kronfeld 39 S. 119 Anm.). Die Zone ist übrigens bereits von Schnizlein (54 S. 9) an einem abnormen Exemplar von *T. angustifolia* bemerkt und durch eine Zeichnung dargestellt worden, die wir in Fig. 198 B wiedergegeben haben.

[2]) Kronfeld (39 S. 121) betrachtet diese „Pollenzweige" als reduzierte *Pandanus*-Inflorescenzen. — Nach demselben Autor bildet der ganz auffallende Reichtum der Antheren an Raphiden ein Schutzmittel gegen Schneckenfrass, dem die zuckerreichen Pollenbeutel besonders ausgesetzt sein sollen.

tiv überragt die beiden Antherenhälften in Form eines runden, grünlich grauen Höckers. Vor Eintritt der Blühreife beginnt sich der Antherenstiel zu strecken, so dass sich die einzelnen Blüten gruppenweise aus dem dichten Verbande mit ihren Nachbarblüten loslösen und aus dem ursprünglichen Niveau heraustreten. Dabei öffnen sich gleichzeitig die beiden Antherenfächer des einzelnen Staubblattes durch einen gemeinsamen Längsspalt. Die blühreife männliche Inflorescenz erscheint glänzend grün und durch die ausstäubenden Antheren gelb gefleckt.

Die Pollenzellen von *T. latifolia* bleiben zu Tetraden (Fig. 200) verbunden. Gleiches gilt auch für *T. Shuttleworthii*, *minima* und *gracilis*, sowie einige aussereuropäische Arten. Dagegen besitzen *T. angustifolia* und andere Arten getrennte Körner. Die Grösse der Pollenzellen beträgt bei *T. latifolia* nach Dietz 22,5—31 μ, nach Kronfeld 26—33 μ, ihre Aussenwand ist stark kutikularisiert und mit winzigen, stäbchenartigen Verdickungen versehen; die von letzteren frei bleibenden Keimporen sind meist an den Diagonalecken der Pollentetrade gelegen (Dietz). Bei *T. angustifolia* sind die Pollenzellen ungefähr ebenso gross wie die von *T. latifolia*, während sie bei *T. minima* nur einen Durchmesser von 26 μ und bei *T. Shuttleworthii* (nach Kronfeld) nur einen solchen von 20 μ erreichen. Die Anordnung der Tetradenzellen wechselt; Kronfeld fand die Gepäckform — mit 4 Körnern in einer Ebene — am häufigsten, doch kommen auch die kreuzförmige, tetraëdrische und die konidienartige Form nicht allzu selten vor[1].



Fig. 199. *Typha angustifolia*. Männliche Blüte. 10 : 1. (Nach Schnizlein.)

Während die Bildung der männlichen Blüten schon ziemlich weit vorgeschritten ist, bleibt der sich später mit weiblichen Blüten bedeckende Spindelteil — und zwar noch bei einer Länge von mehreren Zentimetern — völlig frei von Seitenorganen (s. Goebel 53. S. 401). Das Gewebe verharrt hier längere Zeit im embryonalen Zustande, beginnt dann aber mit energischen Zellteilungen, mit denen gleichzeitig eine deutliche Dickenzunahme des Achsenkörpers verbunden ist. Diese Anschwellung schreitet in absteigender Richtung von der Spitze nach der Basis des Internodiums — also umgekehrt wie bei den männlichen Inflorescenzanlagen — fort. Nur eine dicht unter dem oberen Knoten befindliche Zone, deren Breite und Form mannigfach wechseln, bleibt von der Verdickung frei, deren Rand an der Grenzstelle nicht selten als Ringwall sich über die nicht verdickte Partie erhebt.

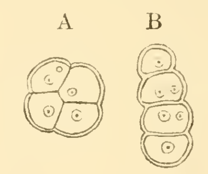


Fig. 200. *Typha latifolia*. Pollentetraden.
A Gepäckform, B konidienartige Form. 1200 : 1. (Nach Schaffner.)

Ebenso wie die erwähnte Verdickungszone des weiblichen Spindelteils entwickeln sich an diesem auch die Anlagen der weiblichen Blüten in basipetaler Folge (Rohrbach, Goebel, Dietz). Diese sind in ihrer Entwickelung verschieden, je nachdem sie einzelne Blüten oder Partialinflorescenzen ausbilden. Die Anlagen der Einzelblüten erscheinen an der jungen Inflorescenzachse in Form kleiner halbkugeliger Höcker, die bald zu einem annähernd zylindrischen, an der Spitze etwas verschmälerten Gebilde auswachsen und an ihrem Grunde mehrere übereinanderstehende Ringe von Trichomanlagen hervorsprossen lassen

[1]) Nach Goebel (56, S. 795) wird in diesen Fällen die Lage der Teilungswände durch die Gestalt der Pollenmutterzelle bedingt, aus der die Pollentetrade hervorgeht. War die Pollenmutterzelle langgestreckt, so kommt die konidienartige Anordnung der Pollenzellen zu stande.

(s. Goebel a. a. O.). Sobald die zu weiblichen Blüten bestimmten Höcker eine gewisse Höhe erreicht haben, bleibt ihr Scheitel im Wachstum zurück: um ihn herum erhebt sich in Form eines Ringwalles das junge Fruchtblatt[1]), das sich später zu einem oben schief abgeschnittenen, unten etwas anschwellenden Hohlzylinder umbildet. An der inneren Basis der Fruchtblattanlage (Fig. 201) beginnt dann auch der Höcker der Samenanlage sichtbar zu werden. Die einzelnen weiteren Entwickelungsstadien können hier übergangen werden.

Im fertigen Zustande erreicht die weibliche Einzelblüte von *T. latifolia* eine Länge von 0,5—1 cm; an ihrem Grunde steht ein verlängertes, haarartiges Gynophor (Fruchtknotenträger), das unregelmässig mit zahlreichen weissen, zugespitzten oder am Ende knopfartig verdickten und dann bräunlich gefärbten Haaren besetzt ist. Diese Haare, die von einigen Autoren wie Schnizlein und Čelakovsky als ein rudimentäres Perianth betrachtet wurden, wachsen erst nach der Blütezeit zu ihrer definitiven Länge aus und spielen dann bei der Aussäung der Frucht eine wichtige Rolle. Der verkehrt-eiförmige oder spindelförmige Fruchtknoten von 0,8—1,2 mm Länge enthält eine einzige, von der Spitze der Ovarialhöhle herabhängende, epitrope Samenanlage, die mit 2 Integumenten versehen ist. In den Fruchtknoten tritt ein einzelner Leitstrang ein, der sich in 2 Äste — einen für die Narbe und den anderen für die Samenanlage — teilt. Der Griffel ist 2—3 mal so lang als der Fruchtknoten und läuft in eine spatel- oder linienförmige, der Länge nach zusammengefaltete Narbe aus. Die durch die Zusammenfaltung gebildete Furche setzt sich bis in den Griffelkanal fort (Dietz).

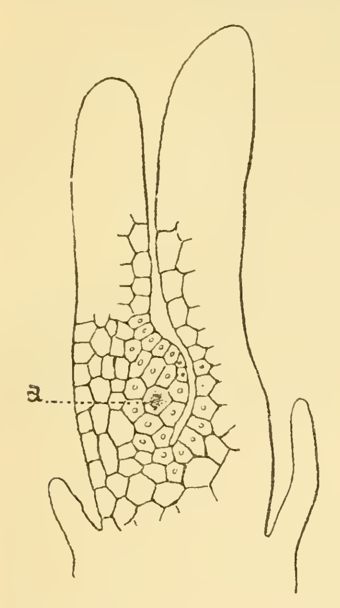


Fig. 201. *Typha latifolia.* Junges Entwickelungsstadium des Fruchtblattes im Längsschnitt, die noch höckerförmige Samenanlage zeigend; a erste Archesporzelle. 1200 : 1. (Nach Schaffner.)



Fig. 202. *Typha angustifolia.* Einzelne geschlechtsreife weibliche Blüte. 7 : 1. (Nach Schumann.)

Den Habitus der weiblichen Blüte von *T. angustifolia* veranschaulicht Fig. 202. Das Gewebe der entwickelten Narbe besteht nach W. J. Behrens (3, S. 30) vorwiegend aus fünf- oder sechseckigen Zellen. Narbenpapillen fehlen; im reifen Zustande quellen die Zellwände nicht unbeträchtlich auf und sondern eine glänzende Flüssigkeit aus.

Ebenso wie die weiblichen Einzelblüten treten die weiblichen Partialinflorescenzen zunächst in Form von Höckern auf, die sich jedoch frühzeitig durch grössere Dicke und Höhe von den Anlagen der erstgenannten Organe

[1]) Da hier der gesamte Vegetationspunkt zur Bildung des Fruchtblattes aufgebraucht wird, ist das Fruchtblatt als terminal zu bezeichnen (s. Goebel 56, S. 719).

unterscheiden. Jene Höcker bilden am Umkreis ihrer Basis bald einen Sekundärhöcker aus, der sich zu einer weiblichen Blüte entwickelt, während der primäre Höcker sein Längenwachstum fortsetzt und im Verlauf der Entwickelung an 5—8 ziemlich weit entfernten Punkten neue Höcker hervorsprossen lässt, die auch ihrerseits zu weiblichen Blüten oder Rudimenten von solchen werden. Der Mutterhöcker erhebt seinen Scheitel in der Regel bis zu einem Niveau, das dem Fruchtknoten der direkt an der Primärachse des weiblichen Kolbens stehenden Blüten entspricht und bringt zuletzt nur noch sterile Blüten hervor (Dietz).

Im entwickelten Zustande besitzen die Partialinflorescenzen („Seitenzweiglein") einen bei *T. latifolia* gestreckten, 1,5—2 mm langen, bei *T. angustifolia* nur 0,5 mm messenden, kurz kegelförmigen Achsenteil (Pedicellus), der anatomisch ziemlich fest gebaut ist und sich von der primären Achse nicht allzu leicht abtrennt[1]). Die Epidermiszellen desselben sind grössenteils ziegelförmig und liegen lückenlos aneinander; innen verläuft ein Strang von Faserzellen mit dicht ringförmig gestellten Tüpfeln oder Spiralverdickungen (Dietz). Ausserdem enthalten die Pedicelli zahlreiche Harzzellen.

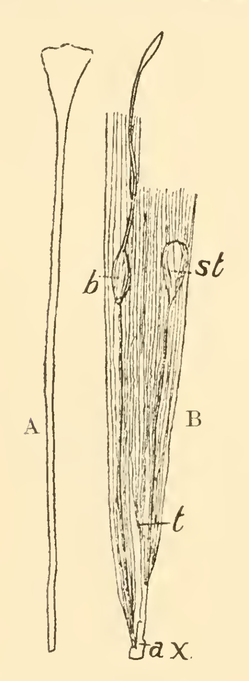


Fig. 203. *Typha.* Weiblicher Partialblütenstand.

A Braktee eines weiblichen Partialblütenstandes von T. angustifolia. 12 : 1. B weiblicher Partialblütenstand von T. latifolia. 7 : 1. ax Blütenstandachse (Pedicellus), b unterste fruchtbare, weibliche Blüte, st sterile weibliche Blüte, t aus Borstenhaaren bestehendes Blütenrudiment. (Nach Raunkiär.)

An den säulchenähnlichen Erhebungen der Pedicelli sind die weiblichen Einzelblüten mit einem kurzen Stielchen vorwiegend in zweizeiliger Stellung befestigt, doch kommen auch — besonders im unteren Teil der Inflorescenz — zahlreiche abweichende Stellungsverhältnisse vor, so dass die $\frac{1}{2}$-Stellung der Blüten keineswegs als Regel zu bezeichnen ist.

Zu unterst sitzen an der Partialinflorescenz von *T. latifolia* (Fig. 203 B.) 2—5 vollkommen ausgebildete weibliche Blüten, dann höher hinauf 2—3 sterile Blüten und noch weiter aufwärts 1—4 Blütenrudimente, deren Spitze nur aus einem Trichomkranze besteht. Den in auffallend grosser Zahl ausgebildeten, sterilen Blüten fehlt die Samenanlage, ihr Fruchtknoten entwickelt sich zu einem ei- oder birnenartig gestalteten Körper (Carpodium, Pistillodium), während Griffel und Narbe zu einem kurzen, stielartigen Fortsatz verkümmern. Die Karpodien enthalten häufig denselben Harzkörper, der auch in den Pedicellen vorkommt. Die sterilen Blüten und Blütenrudimente scheinen nur in der Vorperiode der Aussäung eine Rolle zu spielen, indem sie dann durch ihr dichtes, pelzartiges Zusammenschliessen ein vorzeitiges Ausfallen der heranreifenden Früchte und zugleich ein Austrocknen derselben verhindern. Kronfeld (39, S. 128) vergleicht die ökologische Aufgabe der Karpodien mit der der keulenförmigen Cystiden auf den Hutpilzlamellen und hält sie dementsprechend für Organe, die den zur Entwickelung von Frucht und Samen notwendigen Raum schaffen sollen.

Den weiblichen Blüten von *T. latifolia* und *Shuttleworthii* fehlen Deck-

[1]) Die Form und Ausbildung der Pedicelli liefert für die systematische Unterscheidung der *Typha*-Arten nach Kronfeld (39, Taf. V, 12) brauchbare Merkmale.

blätter, dagegen besitzen *T. angustifolia, minima* und *gracilis* kleine trichomartige Brakteen (bracteolae), die an einem Stiel (Fig. 203 A) einen verschieden gestalteten, spatel- oder eiförmigen Spreitenteil zeigen und sich schon frühzeitig braun färben. Sie wachsen anfangs viel stärker als die in ihren Achseln befindlichen Blütenhöcker und gliedern sich später meist schon vor erreichter Reife der Blüten ab. Der Braktee wendet das Fruchtblatt seine Verwachsungsnaht zu (Eichler 15 S. 111).

Morphologisch ist das Auftreten der weiblichen Blüten sowohl an der primären Inflorescenzachse als an ihren sekundären Auszweigungen von besonderer Bedeutung, da letzterer Umstand die Inflorescenz in ihrem weiblichen Abschnitt als rispenartig zusammengesetzt erkennen lässt. Hierin zeigen sich, wie auch in gewissen Eigentümlichkeiten des Blütenbaues, Anklänge verwandtschaftlicher Beziehungen von *Typha* zu *Sparganium* und zu den Pandanaceen. Doch bildet *Typha* nach Engler (17 S. 8—11) ohne Zweifel den Typus einer besonderen Familie.

Die Geschlechtsverteilung ist bei *Typha* in normalem Fall monöcisch mit vollkommener, räumlicher Trennung der beiden Geschlechter auf verschiedenen Abschnitten der Inflorescenz, doch kommen auch vereinzelte Sexualvariationen vor. So fanden Schur (58 cit. nach Kronfeld 37 S. 99) und v. Borbás (6 cit. nach Kronfeld 37 S. 92) Exemplare von *T. latifolia*, bei denen die weiblichen Kolben von Feldern männlicher Blüten mehr oder weniger durchsetzt waren. Borbás sah an einem Exemplar den 5. Teil der weiblichen Kolben durch ♂ Blüten ausgefüllt und nimmt eine Tendenz der Pflanze zu Diöcie an. Kronfeld beobachtete einen Blütenstand, bei dem der ganzen Länge nach die Hälfte des Spindelumfangs mit ♂ Blüten, die andere mit ♀ Blüten besetzt war. Dietz (13 S. 15) endlich erwähnt einige Pflanzen aus dem botanischen Garten von Budapest, die in zwei aufeinanderfolgenden Jahren nur ♂ Blütenstände produziert hatten. Rein weibliche Individuen scheinen noch nicht beobachtet zu sein.

Über die Entwickelungsreife der beiden Geschlechter schwanken die Angaben der Beobachter. Während Kerner (**96** II S. 286), Warnstorf (**208** S. 54 bis 55) und neuerdings auch K. Schumann (57 S. 499) ausdrücklich betonen, dass die Narben der weiblichen Blüten früher geschlechtsreif werden als die Beutel der männlichen Blüten aufspringen („Metandrie"), geben andere Autoren wie Engler (18 S. 185), Graebner (25 S. 6) und auch Raunkiär (**154**) das umgekehrte Verhalten — also Metagynie (= Protandrie in gewöhnlichem Sinne) an. Dass diese Verhältnisse in verschiedenen Gegenden oder auch bei den Individuen des gleichen Gebiets wechseln können, liegt nicht ausser dem Bereich des Möglichen; doch bedarf die Sache weiterer Aufklärung auf Grund eines umfangreicheren Beobachtungsmaterials. Kerner (**96** II S. 286) gibt für *T. angustifolia* ein Vorauseilen der weiblichen Blüten um 2—3 Tage und für *T. minima* sogar um 9 Tage an. Raunkiär hat dagegen beinahe homogame Individuen von *T. latifolia* beobachtet. Kirchner fand am 17. Juni 1900 die in der Umgegend von Hohenheim wachsenden Stöcke genannter Art schwach metandrisch. Übrigens dauert das basifugal erfolgende Ausstäuben des Pollens nach Kronfeld (39 S. 123) mehrere Tage an und setzt sich auch nach demselben noch längere Zeit infolge des Umstandes fort, dass zahlreiche Pollenkörner in dem dichten Haargewirr der Inflorescenz hängen bleiben und erst später vom Winde fortgeführt werden.

Im nördlichen und mittleren Deutschland tritt die Vollblüte bei *T. latifolia* und *angustifolia* im Juni und Juli ein. Für Wien berechnete K. Fritsch (23) als mittleres Datum des Aufblühens von *T. latifolia* den 19. Juni (aus 19 Beobachtungen) und den 22. Juni für *T. angustifolia* als Mittel aus 11 Beobachtungen. Eine entschieden frühere Blütezeit hat *T. minima*, die an ihren Schweizer

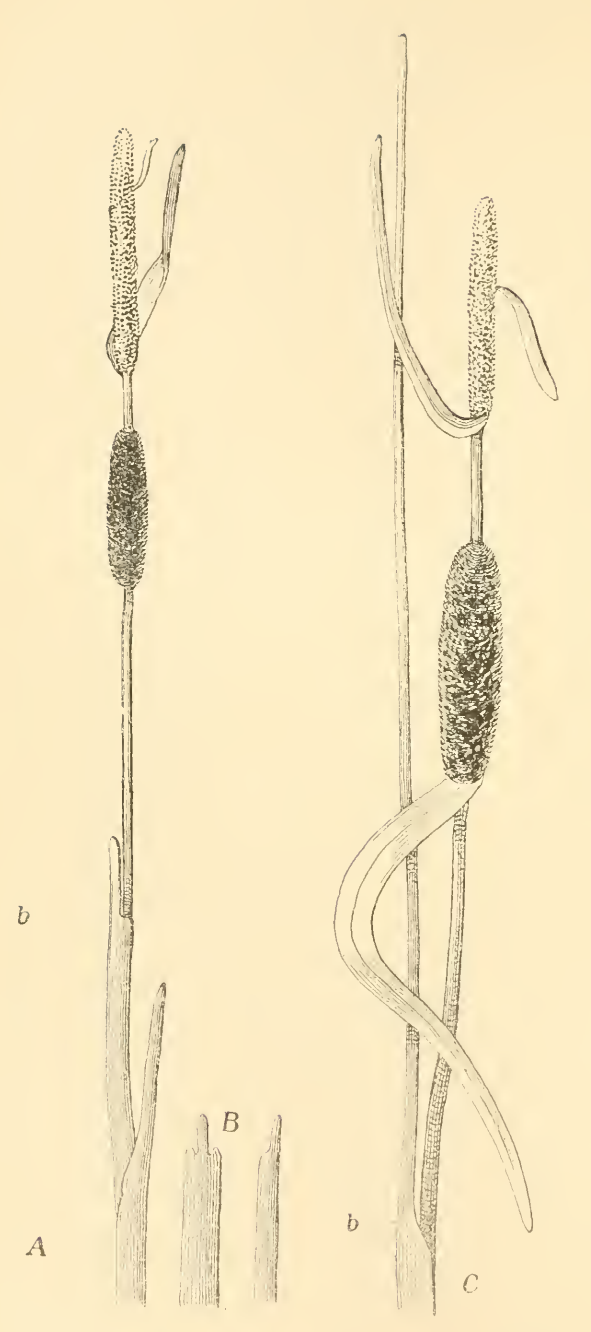


Fig. 204. *Typha minima,* von Rheineck i. d. Schweiz. Infloreszenz nebst subfloralen Blättern.

A Die normale Form mit kurzer Spreite des subfloralen Scheidenblattes b. B Spitze des subfloralen Scheidenblattes der Normalform mit kurzer Spreite. C Variation, bei der das subflorale Scheidenblatt b eine lange Spreite entwickelt hat. 10 : 13. (Orig. L.)

Standorten schon im Mai zu blühen beginnt (s. Schinz und Keller 53 S. 22; Gremli 28 S. 376). Kerner von Marilaun beobachtete — nach hinterlassenen Aufzeichnungen — in Innsbruck 1876 die Narbenreife von *T. minima* am 20. Mai, das Ausstäuben derselben Exemplare erst am 29. Mai.

Eine erst im August und September blühende Herbstform, die sich ausserdem durch die entwickelten Blattspreiten an den obersten Blättern des Blütenstengels von *T. minima* unterscheidet, ist von Jordan als *T. gracilis* (= *T. Martini Jord.*) bezeichnet worden. Schon Rohrbach (48 S. 93—94) deutet auf ein Abstammungsverhältnis dieser Art von *T. minima* hin und P. Ascherson (Synopsis I S. 277) bezeichnet ausdrücklich die Jordansche Spezies als eine durch Saisondimorphismus aus *T. minima* abgezweigte Art.

Diese Ansicht wird dadurch unterstützt, dass bisweilen bei *T. minima* Exemplare vorkommen, bei denen an den blühenden Trieben die sonst nur in eine kurze Spitze auslaufenden, subfloralen Scheidenblätter eine lange, den Blütenstand überragende Blattspreite entwickeln, wie sie den sterilen Trieben eigentümlich ist. Einen solchen Ausnahmefall fand ich unter Exemplaren von *T. minima* ausgeprägt, die an Gräben des Rheinufers unweit Rheineck in der Schweiz von Herrn Dr. Harz am 13. Mai 1898 gesammelt waren und mir durch Herrn O. Leonhardt in Nossen (Sachsen) zugingen. Die Mehrzahl der an genannter Stelle

gesammelten Exemplare zeigte allerdings nur die typische Form der *T. minima* (Fig. 204 A), bei der die unter der Infloiescenz am Blütenstengel stehenden Scheidenblättter eine kurze, etwa 5 mm lange und 1,5 mm breite Spitze an der 5—6 mm breiten Blattscheide (Fig. 204 B) besitzen. Nur ein einziges abweichendes, aber durch seinen Habitus, sowie die Pollentetraden, die einzeln stehenden, nicht büschelweise an einem gemeinsamen Stiel befestigten Antheren und durch die Abwesenheit von Borsten an der ♂ Infloiescenz sicher zu *T. minima* gehöriges Exemplar, das in Fig. 204 C abgebildet ist, hatte an den obersten Scheidenblättern schmale Blattspreiten entwickelt, die den Blütenstand deutlich überragten; die Länge dieser Spreite betrug an dem obersten Blatte 26 cm, während die Blattscheide nur etwa 15 cm lang war. Dies Vorkommen lässt keinen Zweifel darüber, dass die Ausbildung oder das Rudimentärbleiben der subfloralen Blattspreiten als diagnostisches Merkmal zur Unterscheidung von *T. minima* und *gracilis* keinen Wert hat. Übrigens erwähnt P. Ascherson (a. a. O. S. 276) in der Beschreibung von *T. minima* bereits das Vorkommen von Exemplaren, die an der Spitze der subfloralen Blattscheiden rudimentäre, etwa 2 cm lange Blattspreiten — als Andeutung eines Überganges zu *T. gracilis* — aufwiesen. Exemplare der echten *T. gracilis Jord.*, die von Leiner 1858 bei Ichenheim unweit Offenburg gesammelt waren, wo die Pflanze übrigens seitdem trotz vielen Suchens nicht zum zweitenmale aufgefunden werden konnte, habe ich durch gütige Vermittlung des Herrn Privatdozenten Dr. E. Baur zu Berlin eingesehen und an ihnen keinen wesentlichen Unterschied von der bei Rheineck gefundenen Variationsform von *T. minima* wahrzunehmen vermocht. Ich vermute daher, dass auch die Leinersche Pflanze nur eine Abänderung von *T. minima* mit abnorm verlängerten, subfloralen Blattspreiten und verspäteter Blütezeit darstellt. Den Anstoss zur Variation hat bei Ichenheim möglicherweise die im Jahre 1858 [1]) dort besonders stark eingetretene Frühjahrsüberschwemmung des Rheins gegeben, indem die Pflanze stellenweise bei zu hohem Wasserstand am Austreiben des Blütenstandes verhindert worden sein mag und erst später die Inflorescenzanlage des Stammscheitels zur Entwickelung brachte. Weitere Beobachtungen über das biologische Verhalten der echten *T. gracilis Jord.* an ihrem Originalstandort auf den Rhôneinseln bei Lyon sind in hohem Grade wünschenswert, da sich dort eine bisher wenig beachtete, vielleicht mit dem wechselnden Wasserstande zusammenhängende Form von Saisondimorphismus bei *T. minima* ausgebildet zu haben scheint. [2])

Die aus den Hüllscheiden hervorgetretenen und blühreif gewordenen männlichen Inflorescenzen von *Typha* stäuben ihren trockenen, goldgelben Pollen aus, der durch den Wind auf die Narben anderer — und zwar je nach der Entwickelungsreife der Geschlechter — jüngerer oder älterer Individuen geführt werden muss, um Kreuzung zu bewirken. Schon Vaucher (187 IV S. 414) hat die Anemogamie von *Typha* erkannt und meint, dass der Pollen senkrecht und allmählich von oben nach unten auf die Narben herabfallen müsse. Kronfeld (39 S. 127) nimmt an, dass der von der männlichen Blütenabteilung wie aus einem Mehlsacke herabrieselnde Pollen den ganzen Umfang der weiblichen Blütenwalze bestreichen müsse. Kerner von Marilaun (96 II S 121) hebt dagegen ausdrücklich hervor, dass die Luftströmungen den leichten Pollen von *Typha* in der Regel in schräger Richtung nach aufwärts zu führen pflegen, und

[1]) Nach gütiger Mitteilung des Herrn Dr. Baur.

[2]) Da bei Lyon auch *T. minima* vorkommt (s. Grenier et Godron, Flore de France III. S 335), so müsste diese Art und *T. gracilis* daselbst in allen Stadien ihrer Entwickelung von Mai bis September untersucht werden, um die in Rede stehende Frage aufzuklären.

dass dadurch eine Belegung entfernter Stöcke begünstigt sei. Inwieweit bei vorliegender Gattung eine Kreuzung von Individuen ungleicher Abstammung günstigen Einfluss auf das ökologische Verhalten der Nachkommenschaft hat oder ob etwa die endogame Befruchtung die gleichen Vorteile wie Exogamie darbietet, ist bisher nicht ermittelt worden. Jedenfalls könnte nur ein starker Grad der Dichogamie, wie er z. B. nach Kerners Beobachtungen für *T. minima* anzunehmen ist, die sonst mögliche, geitonogame Bestäubung verhindern.

Gelegentliche Kreuzung ungleicher Stöcke wird durch die in vereinzelten Fällen beobachteten, spontanen Bastarde zwischen den verschiedenen Arten bewiesen. Die aus der Kreuzung zwischen *T. latifolia* und *angustifolia* entstandene Hybride (= *T. glauca* Godr.) zeichnet sich nach Ascherson und Graebner (Synops. I. S. 273 und 278) ausser durch die auffallend blaugrüne Färbung ihrer vegetativen Teile durch sexuelle Schwäche aus, wobei der Pollen fehlschlägt und die Früchte verkümmern. Auch soll sich an grösseren Beständen der Pflanze oft nicht ein einziger Blütenstand finden, während die vegetative Vermehrung ungewöhnlich stark ist.

Schnizlein (54 S. 9) ermittelte, dass bei *T. angustifolia* im Durchschnitt nur $^1/_6$ der zu tausenden angelegten, weiblichen Blüten reife Früchte liefert.

Das oben schon erwähnte Auftreten von Pollentetraden bei windblütigen Pflanzen wie *T. latifolia* und einigen anderen Arten ist auffallend, doch steht es nicht ganz vereinzelt da, da auch die anemogame Gattung *Myrothamnus* nach Niedenzu[1]) Pollentetraden besitzt. Dass die Tetradenbildung bei *Typha* etwa ein Überbleibsel ursprünglicher Entomogamie sein könnte, lässt sich wohl kaum beweisen.

Nach dem Ausstäuben fallen die schnell vertrocknenden, männlichen Blüten von der leer zurückbleibenden Kolbenachse ab; bei *T. minima* gliedert sich zuletzt meist die ganze männliche Inflorescenz ab. Im weiblichen Blütenstande, der zur Blütezeit grün gefärbt erscheint, wachsen nach der Bestäubung die Fruchtknotenstiele nebst ihren Haaren bei allen Blüten stark in die Länge. Desgleichen füllen die sterilen Blüten den Raum zwischen den einzelnen heranreifenden Früchten mit einer dichten Wollmasse aus. Indem die Narben der fertilen Blüten und ebenso die birnförmigen Körper der Karpodien eine braunrote bis schwarzbraune Färbung annehmen und die Haare überragen, entsteht die charakteristische, plüschartig-wollige Oberfläche der *Typha*-Fruchtstände, die ihnen eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Zylinderputzer verleiht. Bei *T. Shuttleworthii* wachsen die weissen Haare an den heranreifenden Fruchtständen zuletzt über die dunkelgefärbten Narben hinaus, sodass dadurch der Kolben ein deutlich grauschimmerndes Aussehen erhält.

Frucht und Samen. Die zylindrische Form des reifen Fruchtstandes, wie sie in der Regel bei *T. latifolia* und *angustifolia* auftritt, ändert bei *T. minima* vielfach zur Ei- oder Kugelform ab; doch kommen gelegentlich auch bei *T. latifolia* kuglige Fruchtstände vor (nach Kronfeld 37 S. 91). Während die weibliche Blütenwalze zur Zeit der Vollblüte sich nur 1—3 mm über den Umfang der Kolbenachse erhebt, ist sie im Fruchtstadium bis zu 1 cm oder mehr emporgewachsen (Kronfeld 39 S. 120).

Die birn- oder kugelförmige Einzelfrucht (Fig 205), die Dietz als „nussartige Karyopse" bezeichnet, erreicht bei *T. latifolia* eine Länge von 0,2 bis 1,5 mm und eine Dicke von 0,1—0,2 mm; sie besitzt einen langen, bis zur Reifezeit fortwachsenden Stiel und wird von den vertrockneten Resten des Griffels und der Narbe gekrönt. Die Fruchtwand bildet eine durchscheinende dünnhäutige Membran, deren Aussenschicht sich wenig verdickt zeigt, während das

---

[1]) Vgl. Englers Nat. Pflanzenfamilien III, 2a S. 103—105 (Myrothamnaceae).

Endokarp aus sklerenchymatischen Zellen besteht (Fig. 206 bei b). An der Frucht verläuft eine undeutliche Längsfurche, die der Verwachsungslinie der Karpellränder entspricht; längs dieser Furche tritt bei *T. latifolia*, *T. Shuttleworthii* und *T. angustifolia* leicht ein Aufreissen ein. sobald die reife Frucht in Wasser gelangt.[1])

Die den Fruchtstielen und ebenso den sterilen Organen aufsitzenden Trichome (Fig. 205) — in der Zahl zwischen 30—50 wechselnd — bilden meist 3 undeutliche Gruppen; an den sterilen Blüten findet sich jedoch meist nur eine einzige Gruppe von Haaren. Von ökologischer Bedeutung ist es, dass die Spitzen dieser in verschiedener Höhe inserierten Trichome trotzdem zu demselben Niveau aufragen und dadurch, solange sie im Verbande des Gesamtfruchtstandes dicht aneinander gedrängt bleiben, eine einheitliche Schutzhülle für die winzigen, heranreifenden Einzelfrüchtchen bilden.



Fig. 205. *Typha latifolia.*
Frucht mit dem an ihrem Stiel stehenden Haarschopf in schwebender Stellung. 4 : 1. (Orig. K.)

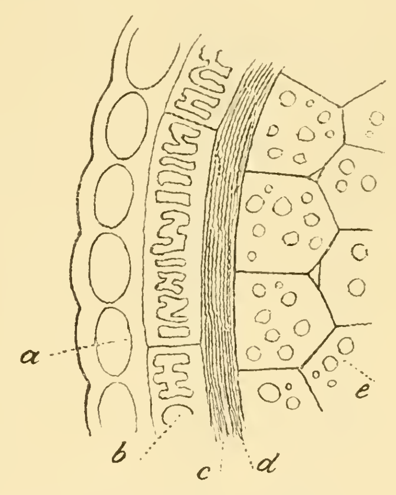


Fig. 206. *Typha latifolia.*
Längsschnitt durch die Fruchtwand und Samenschale.
a Epikarp, b Endokarp, c äussere, d innere Samenschale, e Endosperm des Samens. 300 : 1. (Nach F. Saccardo.)

Die Haare bestehen meist aus zwei parallelen Zellreihen, die an ihren Querwänden leistenartig vorspringen, und besitzen daher auch ein gewisses Klettvermögen.

Der von der Fruchtwand eng umschlossene, jedoch nicht mit ihr verwachsende Same (Fig. 207 B) bildet einen zylindrischen, einerseits etwas zugespitzten, am anderen Ende mehr abgestumpften Körper, dessen Form sich nach Kronfeld mit einem Spitzgeschoss vergleichen lässt. Seine gelblichbraun gefärbte Hülle (Fig. 207 C u. D) setzt sich aus vier Schichten zusammen; eine derselben geht aus dem äusseren, die übrigen aus dem inneren Integument der Samenanlage hervor (Dietz). Die Zellen der inneren Schale sind am reifen Samen eingeschrumpft, so dass sich ihre Struktur nur in halbreifen Stadien erkennen lässt. Die Aussenzellen der peripherischen Schicht — der „Maschenschicht" Rohrbachs — bilden im Querschnitt gestreckte Parallelogramme, deren kürzere Radialwände

[1]) Vgl. hierzu die auf Seite 351 mitgeteilte Beobachtung Kronfelds über das Verhalten der Fruchtschale von *T. minima*.

Tüpfelverdickungen zeigen. Unter ihnen folgt eine Schicht von allseitig verdickten Zellen, die jedoch mit ihrem Längsdurchmesser quer gestellt sind; ihre Verdickungen ragen mehr oder weniger zapfenförmig in das Zellenlumen hinein. Die Elemente der inneren, später zusammenschrumpfenden Schichten bestehen aus ebenfalls verdickten Zellen, die tangential gestreckt sind und sonst nur geringe Dimensionen haben (Dietz). Am reifen Samen treten beim Zusammenfallen der dünneren, weitmaschigen Zellen der äusseren Samenschale die stärker verdickten Radialwände in Form kleiner Höckerchen hervor (Kronfeld).

An dem der Keimwurzel gegenüberliegenden Ende sind die Schichten der Samenschale stärker entwickelt, da hier auch die Zellen an der Basis der ursprünglichen Samenanlage sich an der Bildung der Schale beteiligen. An dieser

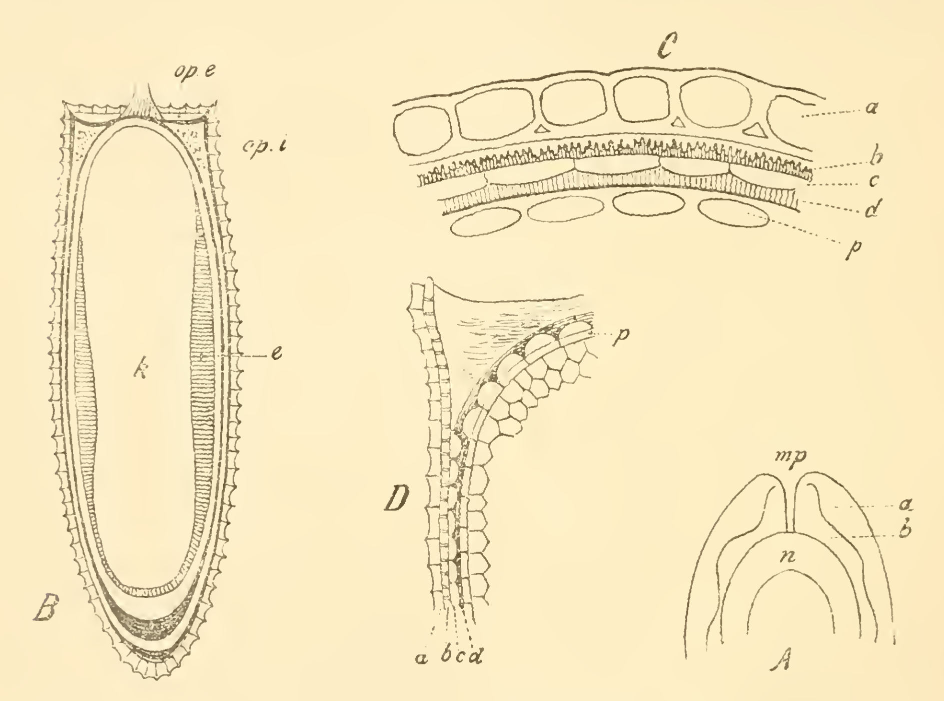


Fig. 207. *Typha latifolia*. Bildung der Samendeckel und Bau des Samens. A Bildung der Samendeckel in der Samenanlage; mp Mikropyle, a äusseres, b inneres Integument, n Nuzellus. 30 : 1. B Längsschnitt des reifen Samens, 100 : 1; op e äusserer, op i innerer Samendeckel, e Endosperm, k Embryo. C Teil der Samenschale im Querschnitt, 300 : 1; a—d die 4 Schichten der Samenschale, p Perisperm des Samens. D Teil der Samenschale im Längsschnitt, 300 : 1; Bedeutung der Buchstaben wie bei C. (Nach Dietz.)

Stelle bilden sich die Elemente der einzelnen Schichten in grösserer Zahl aus und bleiben unverdickt (Dietz).

Ebenso weicht der Bau der Samenschale auch an dem der Keimwurzel zugewendeten, breiten Ende ab, wo die beiden Samendeckel (Fig. 207 B) zur Ausbildung gelangen. Diese gehen an der befruchteten Samenanlage aus den Rändern des äusseren und inneren Integuments (Fig. 207 A) im Umkreis der Mikropyle hervor; die Ränder wachsen hier nämlich in der Richtung des mikropylaren Ringwalls weiter und stellen zunächst eine Art von Kreisrippe her, die sich mehr und mehr erhebt, bis zuletzt das äussere Integument auch die Mikropyle überdacht (Dietz). Unter allmählichem Zusammenschrumpfen gewisser Zellgruppen der Samenschale kommen schliesslich die beiden in der Mitte konisch

verjüngten Samendeckel zur Ausbildung, von denen der innere wesentlich nur aus zusamengefallenen Zellen besteht. Der äussere Deckel hängt an der Grenzlinie zur Aussenschicht der inneren Samenschale nur ziemlich locker mit dieser zusammen.

Der Anlage nach stimmen die Samendeckel von *Typha* mit denen von *Sparganium* (s. d.) überein, wenn auch im histologischen Aufbau sich Unterschiede zeigen. Ihre ökologische Bedeutung als einer lokalen, den späteren Durchtritt des Keimlings durch dessen Harthülle erleichternden Einrichtung ist bei *Typha* weniger klar ersichtlich, als bei *Sparganium*, dessen Fruchtwand viel fester gebaut erscheint, als die Samenschale von *Typha*.

Das den Keimling umschliessende Endosperm des Samens besteht vorwiegend aus polyëdrischen, fünf- oder sechseckigen Zellen, die mit Kristalloidgruppen von Aleuron und zahlreichen kleinen Stärkemehlkörnern erfüllt sind. Ausserdem treten, wie auch im Keimling selbst, in Alkohol lösliche Öltropfen als Reservematerial auf. Da ausserhalb des eigentlichen Endosperms eine Zellschicht des ursprünglichen Nuzellus erhalten bleibt, ist diese als Perisperm zu bezeichnen (Dietz); sie unterscheidet sich durch Dünnwandigkeit und prismatische Form ihrer Zellen von dem Endospermgewebe und führt ausschliesslich Aleuronkörnchen als Inhalt (Dietz).

Der in axiler Stellung im Endosperm liegende Embryo (Fig. 207 B bei k) ist nur wenig kürzer als der Same. Am unteren Drittel seines Körpers macht sich die halbkreisförmige oder parabolische Keimblattspalte bemerkbar. Ein Längsschnitt durch letztere zeigt das ziemlich entwickelte erste Laubblatt und den hinter diesem gelegenen Stammscheitel. Keimkörper und Keimblatt bestehen aus dünnwandigen, ungefähr sechseckigen, dicht aneinanderschliessenden Zellen und werden in axiler Richtung von einem engmaschigen Prokambiumstrang durchzogen, der sich an die unter dem Stammscheitel entstandenen Bündel anlegt. Dem Embryo und dem Perisperm fehlt der Amyluminhalt (Dietz).

Da die Blühreife (von *T. latifolia*) bereits im Juni eintritt und die reifen Fruchtstände erst im Herbst zu zerfallen und die Einzelfrüchte auszustreuen pflegen, ist eine entsprechend lange Periode für das Ausreifen der Früchte und Samen anzunehmen.

Wie schon erwähnt, besteht für den jungen Fruchtstand die ökologische Bedeutung seiner dicht zusammengedrängten, zahlreichen Haarbildungen in dem Schutze, den sie den dazwischen eingeschlossenen Einzelfrüchtchen gewähren. Wie Kronfeld (37 S. 106—107) zeigte, besitzen die lufttrockenen Fruchtkolben von *T. latifolia* und *angustifolia* eine bedeutende wasseranziehende Kraft, so dass sie in einem Zeitraume von fünf Tagen das Dreifache ihres Eigengewichts an Wasser aufzunehmen vermögen, wenn sie während dieser Zeit untergetaucht gehalten werden. Diese grosse Wassermenge, die die Fruchtkolben aufzuspeichern vermögen, kommt ihnen unter natürlichen Verhältnissen insofern zu gute, als durch das Vollsaugen ein Herabschwemmen der Früchtchen bei starkem Regen erschwert wird. Da die Früchte vermöge ihrer Haarkronen auf anemochore Verbreitung angewiesen sind, können sie bei Regenwetter ihren Flugapparat nicht entfalten, sobald sie von der Spindel losgerissen sind (Kronfeld). Vor dieser Gefahr sind sie somit teils durch den dichten Zusammenschluss der Trichome, teils durch deren wasserabsorbierende Eigenschaften gesichert. Ausserdem verhindern die vom Wasser durchtränkten Haare auch bei nachfolgendem trockenen Wetter ein zu schnelles Verdunsten, so dass für den Reifeprozess der Frucht und des Samens ausreichende Feuchtigkeit im Fruchtstande zurückgehalten wird. Sobald die Vollreife eingetreten ist und trockenes Herbstwetter herrscht, entstehen durch den Wasserverlust im Fruchtkolben Spannungen, infolge deren sich die Früchtchen nebst ihren behaarten Stielen gruppenweise in Form lockerer Wollmassen von der Spindel loslösen.

Der Vorgang der Aussäung wurde besonders von Kronfeld und Raunkiär näher studiert. Die Borstenhaare des Fruchtstiels, die vorher durch Druck innerhalb der Fruchtstände aneinandergepresst waren, breiten sich beim Schweben in der Luft (Fig. 205) sofort seitlich auseinander und dienen als Flugapparat für die Früchte, die in hängender Stellung selbst von schwächeren Winden weit umhergetrieben werden. Fallen sie ins Wasser, so halten sie sich an dessen Oberfläche einige Zeit schwimmend, indem sie nur mit der Fruchtspitze und den Spitzen der Fruchtstielborsten eintauchen. Dies Schwimmen wird nach Kronfeld (39 S. 132) durch zahlreiche kleine Luftbläschen veranlasst, die den Haaren anhaften.[1]) Bald werden diese aber völlig benetzt und richten sich dann wieder in ihre ursprüngliche Stellung parallel dem Fruchtstiel auf. Kurze Zeit treiben die Früchte in dieser Lage noch auf dem Wasserspiegel umher, sinken darauf mit der Spitze nach unten hinab und werden mit dieser im Schlamme des Bodens leicht verankert. In der Regel wird aber schon innerhalb 1—3 Tagen nach dem Eintauchen ins Wasser die Fruchtwand gesprengt und der Same fällt dann frei heraus, bevor die Früchte die zum Untersinken notwendige Wassermenge aufgenommen haben. Indem nämlich das Wasser in die Wand des Samens und der Frucht eindringt, schwillt erstere stärker an und drückt auf die Fruchtwand, die schliesslich an der oben erwähnten Längsfurche aufspringt. Der ausgetretene Same sinkt unter, da er schwerer als Wasser ist, wobei sich sein verjüngtes Ende leicht in den Schlamm einstösst (Kronfeld). Auch Ravn (155) fand das spezifische Gewicht des *Typha*-Samens grösser als 1 und bestätigt, dass dieser im Gegensatz zu der Frucht von *Sparganium* kein andauerndes Schwimmvermögen besitzt, da ihm grössere Lufträume und luftführende Zellen fehlen.

Bei der Aussäung von *Typha* spielen somit anemochore und hydrochore Einrichtungen zugleich eine Rolle. Gelegentlich können die Fruchtbörstchen auch am Haarpelz von Herdentieren hängen bleiben und dadurch verbreitet werden, wie es Kerner (95 II S. 627) beobachtet hat. H. Hoffmann (31) hält ebenso die Verschleppung der Früchte von *T. angustifolia* im Gefieder von Vögeln nicht für ausgeschlossen, da nach ihm diese Art besonders längs der Vogelzugstrasse Marseille—Lyon—Genf—Basel—Frankfurt a. M.—Giessen—Marburg verbreitet sein soll. Eine ähnliche Annahme liesse sich auch für *T. gracilis* Jord. machen, die auf den Rhône-Inseln bei Lyon vorkommt und in einem vereinzelten Fall bei Offenburg beobachtet wurde. Doch gilt dies nur unter der Voraussetzung, dass die genannte Pflanze eine von *T. minima* vollständig getrennte Art und nicht etwa nur eine lokal fixierte, saison-dimorphe Form darstellt, wie wir es oben angenommen haben.

5. Familie. **Sparganiaceae.**

Wichtigste spezielle Literatur s. Typhaceae S. 344.

1. Gattung. **Sparganium Tourn. Igelskopf.**

(Bearbeitet von E. Loew.)

1. S. ramosum Huds. 2. S. simplex Huds. 3. S. affine Schnizl. 4. S. diversifolium Graebn. 5. S. minimum Fr.

Die in Deutschland vertretenen Arten der Gattung *Sparganium* bilden eine Gruppe in der Tracht und Lebensweise mannigfach abändernder Wasserbewohner,

[1]) „Man kann sich davon überzeugen, indem man auf ein weisses Blatt Papier einen Objektträger legt und in dessen Mitte einen Tropfen Wasser mit einer *Typha*-Frucht gibt. Haben sich die Haare der Wasseroberfläche angeschmiegt und leitet man mittels einer Linse Lichtstrahlen von einer Lampe oder von der Sonne auf dieselbe, so erscheint auf dem weissen Papier von jedem Luftbläschen ein Schattenpunkt, man erhält förmlich eine Horizontalprojektion sämtlicher Bläschen, welche die *Typha*-Frucht schwimmend erhalten“ (Kronfeld a. a. O.).

die in ihrer Gesamtheit eine Übergangsreihe von aufrecht wachsenden, echten Sumpfpflanzen zu teilweise untergetauchten und flutenden Hydrophyten darstellen. In der Regel prägen sich die Arten in zweierlei Formen aus, von denen die eine mit stabil gebauten, aus dem Wasser hervorragenden Blättern als die aërophile, die andere mit stark verlängerten, dünnen und weniger festen, flutenden Blättern als die hydrophile anzusprechen ist.[1]) Diese verschiedene Ausprägung zeigt sich deutlich z. B. bei *S. simplex* in der Form *typicum* mit starren, aufrechten Blättern und in der Form *longissimum* mit langen, flutenden Grundblättern und schwimmenden Stengelblättern, die dadurch den Blütenstand über Wasser halten. Doch soll nach Ascherson und Graebner (Synops. I S. 286) diese letztere Form kein Produkt des Standorts sein, da sie bei sinkendem Wasserstande, selbst auf feuchtem Schlamm, ihre riemenartigen, niederliegenden Blätter weiter erzeugt, ohne die für die aërophile Form charakteristischen, dreikantigen Luftblätter zu bilden. Auch gibt es ebenso von der typischen Form Abänderungen mit einzelnen flutenden Grundblättern. In der Sektion der *Natantia* mit den beiden Arten *S. affine* und *diversifolium* fluten in der Regel die grundständigen Blätter, während die stengelständigen schlaff überhängen oder ganz aufrecht aus dem Wasser hervorragen. Doch wiederholen sich mehr aërophile und mehr hydrophile Formen auch hier, von denen erstere bei *S. affine* als Unterart *Borderi* Weberbauer, die hydrophilen bei *S. diversifolium* als Rasse *Wirtgeniorum* Asch. et Graebn. unterschieden worden sind. Bei den genannten Arten flutet in der Regel auch die blütentragende Achse, die jedoch bei der Unterart *Borderi* aufrecht steht. Endlich finden sich die beiden ökologisch ungleichen Formen auch bei *S. minimum*, das in systematischer Hinsicht wohl dem *S. diversifolium* am nächsten steht.

Die Blüten entfalten sich sowohl bei den flutenden wie bei den aufrechten Formen stets ausserhalb des Wassers und zeigen sich dadurch dem Luftleben angepasst. Bei völlig submersen Formen wird die Blütenbildung schliesslich ganz unterdrückt.

Über die geographische Verbreitung der deutschen *Sparganium*-Arten machen Ascherson und Graebner (Synopsis I S. 279—293, Sparganiaceae 26 S. 1—26) folgende Angaben.

S. ramosum Huds. — eine mit zwei nordamerikanischen Spezies (*S. eurycarpum* Engelm. und *S. androcladum* Morong) nächstverwandte Art — ist in der gemässigten Zone der alten Welt bis zum Polarkreise verbreitet, scheint aber in Nordamerika zu fehlen. Die Südgrenze verläuft von Nordafrika über die orientalische Region und den Himalaya bis Japan. Von ihren Unterformen bewohnt die eine (*S. polyëdrum* Aschs. et Graebn.) in Europa ein vorwiegend nördliches, die zweite (*S. neglectum* Beeby) ein mehr südliches und nordwestliches Areal, während eine dritte (*S. stoloniferum* Buch.-Ham.) nur aus dem mittleren Asien bekannt ist.

Die zweite Hauptart: *S. simplex* Huds. verbreitet sich durch fast ganz Europa, das westliche und mittlere Asien, sowie einen Teil des nördlichen Amerika. Von den Arten der Sektion *Natantia* ist *S. affine* Schnizl. in Island, auf den britischen Inseln, in den Pyrenäen, den bayerischen, schweizerischen und Tiroler Alpen, den Vogesen und dem Schwarzwald, im nordwestdeutschen Heidegebiet, in Westpreussen sowie in Böhmen beobachtet und geht ausserhalb Europas durch Nordasien bis Japan. *S. diversifolium* Graebn. erscheint in seiner Verbreitung vorwiegend subatlantisch (Frankreich, Vogesen, nordwestliches Deutschland, Westpreussen, Skandinavien), ist aber ausserdem im nördlichen Russland, sowie in Nordasien und einem Teile von Nordamerika einheimisch. Das Wohngebiet von *S. minimum* Fries umfasst das nördliche und mittlere Europa; die Art geht

[1]) Vgl. Göbel, 54 II, 2 S. 290 ff. — Hansgirg, 29 S. 62—63.

südwärts bis Spanien, die nördlichen Apenninen und die nördlichen Balkanländer, sie ist besonders in den grossen Heidegebieten Nordwestdeutschlands häufig und scheint sich in Südosteuropa vorwiegend auf die Gebirge zu beschränken.

In vertikaler Richtung steigen die *Sparganium*-Arten in bemerkenswertem Grade höher auf als die sonst vielfach an ähnlichen Standorten angesiedelten *Typha*-Arten. Von *S. affine* wird ein Aufsteigen bis zu 2000 m in Alpenseen, desgleichen für *S. minimum* bis 2300 m, auf der Riederalp im Wallis von Kneucker gefunden,[1]) angegeben. O. Sendtner (60. S. 867) setzt für die bayerischen Alpen die Höhengrenze von *S. ramosum* bei 814 m und von *S. simplex* bei 651 m an. Für die Schweiz bezeichnet Christ (19, S. 316) *S. natans* (= *S. minimum* Fries? als eine in hochgelegenen Gebirgsseen häufigere Art. F. Thomas (63) beobachtete *S minimum* in Wassertümpeln auf der Engstlenalp im Berner Oberlande bei 1560 m.

Von manchen Formen, wie *S. neglectum microcarpum*, wird ausdrücklich ihre Vorliebe für kaltes Wasser angegeben. Auch sind nördlichere Gebiete, wie z. B. die Umgebung von St. Petersburg, an Lokalformen von *Sparganium* nach Meinshausen (41 auffallend reich, so dass Nordrussland und gewiss auch Teile von Nordasien als ein günstiges Entwickelungszentrum eigentümlicher *Sparganium*-Arten zu bezeichnen sind.

Die Igelskopfarten besiedeln die Ufer und Ränder von Wasserläufen aller Art — von grösseren Seen ebenso wie von Teichen, Flüssen, Gräben und stehenden Tümpeln in Mooren. Eine Grundlebensbedingung für sie ist das Vorhandensein reichlicher Wasserzufuhr, weshalb sie bei Entsumpfung ihrer Standorte bald absterben. Reine Bestände kommen seltener vor, so findet sich z. B. am Ufer des Zugersees bei Ried ein mehrere Meter breiter Verlandungsgürtel ausschliesslich aus *S. ramosum* bestehend; in der Regel wachsen die Arten truppweise im Gemisch mit anderen Sumpfpflanzen der Röhrichtformation oder in ihren flutenden Formen in Gesellschaft von *Potamogeton*-Arten und Wasserranunkeln.

Ob das kalkreichere Wasser der Wiesenmoore und das kalkarme der Hochmoore Unterschiede in der Besiedelung mit ungleichen *Sparganium*-Arten hervorruft, bedarf weiterer Feststellung.

Die nicht flutenden, vollkommen emersen Formen der Igelskopfarten, zumal *Sparganium ramosum*, treten bisweilen in kleineren Wasseransammlungen als Bestandteil der „Verlandungsflora" ähnlich wie die Arten von *Typha* auf, denen sie auch in der horizontalen Wachstumsart und dem anatomischen Bau ihrer Rhizome gleichen. Verschieden von jenen sind die *Sparganium*-Arten jedoch durch ihre Neigung, halb untergetauchte blühende oder schliesslich völlig untergetauchte sterile Formen zu bilden. Bestände letzterer Art, die auch von anderen Wasserbewohnern, wie besonders *Sagittaria sagittifolia* und *Scirpus lacustris* bekannt sind, pflegen sich zumal vor den Mündungsstellen kleinerer Wasserläufe in grössere Seenbecken auf deren Grunde mehr oder weniger weit auszubreiten[2]).

Als gelegentliche Moorbewohner tragen die *Sparganium*-Arten zur Torfbildung bei[3]). Reste von ihnen wurden u. a. von Fischer-Benzon (21) in einem Moor am Winterbecker Wege bei Kiel gefunden, desgl. von A G. Nathorst (42) bei Lauenburg an der Elbe. C. Reid (47) gibt das Vorkommen subfossiler Früchte von *S. ramosum* (?) in einer interglazialen Lehmschicht an der Küste von Sussex an. In quartären Ablagerungen Schwedens sind Reste von *S. ramosum* nach G. Andersson (2. S. 530) in Götaland mehrfach nachgewiesen; in rezenten Mooren sind die Fruchtsteine sehr häufig (a. a. O., S. 537). In der Tertiärzeit

[1]) Nach H. Jaccard, Catalogue de la flore valaisanne. 1895.
[2]) Vgl. Schröter und Kirchner, 167, S. 25, 27.
[3]) Vgl. Schröter, 56, S. 387.

hatten bereits einige *Sparganium*-Arten, wie *S. stygium* Heer und *valdense* Heer, eine weite, bis Nordamerika reichende Verbreitung. Ihre Reste werden — so z. B. in der Süsswassermolasse Oberschwabens — in Übereinstimmung mit den Associationsverhältnissen der gegenwärtig lebenden Arten nicht selten in Gesellschaft von *Typha latissima* A. Br. und *Phragmites oeningensis* A. Br. gefunden [1]).

Keimung (Fig. 208). Die Keimungsbedingungen von *Sparganium ramosum* wurden von Dietz (13, S. 54—55) näher untersucht. Er sah die im September gesammelten und einen Monat lang trocken aufbewahrten Früchte nach 1 bis 3 Wochen in Wasser von 16—18° R. keimen. Dabei erweicht das Wasser zuletzt auch die Hartschicht der Fruchtschale, so dass der sich streckende Keim den hier wie bei *Typha* vorhandenen Samendeckel zu heben und zur Seite zu drängen vermag. Der Keim tritt dann aus der Spitze der Frucht hervor, sein Wurzelende verdickt sich jedoch nicht in gleichem Masse wie bei *Typha*. Der ausgetretene Teil des Keimblattes krümmt sich abwärts und entwickelt sich je nach der Entfernung, in der sich die Frucht vom Erdboden befindet, zu einem längeren oder kürzeren Faden. Die Hauptwurzel, wie auch die nach einiger Zeit auftretenden Nebenwurzeln, befestigen sich mit zahlreichen Wurzelhaaren im Keimbett; erstere wächst in der Regel längere Zeit fort, doch sah sie Dietz in einigen Fällen auch bald nach Erscheinen der Nebenwurzeln absterben. Das erste aus der Keimblattscheide hervortretende Laubblatt erscheint ziemlich früh; es folgen noch 2—3 weitere Laubblätter und mehrere Nebenwurzeln, bis das mit seiner Spitze in der Fruchtschale steckende Keimblatt das Endosperm aufgezehrt hat und ergrünt, worauf es ziemlich rasch abstirbt. Im allgemeinen erfolgt somit die Keimung von *Sparganium* wie auch die von *Typha* in der von Klebs (**101**) als Typus 6 der Monokotylen bezeichneten Form.

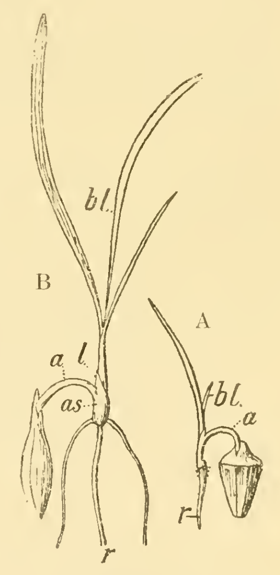


Fig. 208.
Sparganium ramosum.
Keimung.
A Keimling von S. ramosum, var. polyëdrum, der das erste Laubblatt entwickelt hat. B Keimpflanze von S. ramosum var. neglectum mit 3 Laubblättern. a Kotyledon, as Keimblattscheide, l Ligula, r Hauptwurzel, bl Laubblätter. 1 : 1. (Nach Raunkiär.)

Unsere nach Raunkiär kopierte Figur 208 A zeigt die Keimpflanze von *S. polyedrum*, Fig. 208 B eine solche von *S. neglectum* in einem Stadium, in dem sie bereits 3 Laubblätter und ausser der Hauptwurzel 2 Nebenwurzeln entwickelt hat, aber noch mit der Frucht durch den verlängerten Teil des Keimblattes in Verbindung steht.

Unter natürlichen Bedingungen keimen die in den Bodenschlamm von Gewässern eingesunkenen Früchte von *Sparganium* nach längerer Winterruhe im Frühjahr.

Die erstarkende Pflanze entwickelt schon im ersten Lebensjahre aus den Achseln der Erstlingsblätter ausläuferartig gestreckte, mit Niederblättern besetzte Grundachsen, deren verdickte Spitzen sich zuletzt aufwärts biegen und eine Laubblattrosette erzeugen (Warming 68). Die gelblich-weissen, 4—9 mm dicken Ausläufer (Fig. 209 A bei I, II) werden bei *S. ramosum* über 25 cm lang und bilden gegen 10 mehr oder weniger gestreckte Stengelglieder aus. Von diesen sind die zuerst gebildeten ziemlich kurz, dann nehmen sie an Länge — bis zu 8 cm — zu und werden gegen die Umbiegungsstelle wieder kürzer (Raunkiär). Der

[1]) Nach Bot. Jahresb. 1883, II. S. 46.

gestauchte, fast knollenförmige Sprossteil (Fig. 209 B) trägt unterseits Niederblätter, darüber Laubblätter. Er verharrt mindestens 1 Jahr, in der Regel mehrere Jahre im gestauchten Zustande, ehe er zum blühbaren Spross auswächst, und entwickelt unterseits ein dichtes Büschel von Nebenwurzeln. Nach Warming (68, S. 182) lassen sich auch bei *Sparganium*, wie bei *Typha*, aufwärts wachsende, zarte, mit zahlreichen Wurzelhaaren besetzte Wasserwurzeln (Fig. 209 A bei a) und dickere, abwärts gerichtete, wenig verzweigte Haftwurzeln (Fig. 209 A bei b) an den Sprossenden unterscheiden. Die sonstige Bewurzelung der ausläuferartigen Sprossteile ist spärlich und beschränkt sich auf die Stengelknoten.

Die Niederblätter der Ausläufersprosse (Rhizome) stehen zweizeilig oben und unten, aber die Blattreihen halten nicht eine gerade Linie ein, sondern beschreiben eine deutliche, meist rechtsläufige Spirale, die sich auch auf den aufsteigenden und aufrechten Sprossabschnitt fortsetzt (Raunkiär). Infolgedessen wendet sich am aufrechten Spross die eine Blattreihe schräg nach vorn, die andere schräg nach hinten. In der Regel wird der stärkste und längste Seitenspross in der Achsel eines Blattes der nach vorn gerichteten Reihe angelegt.

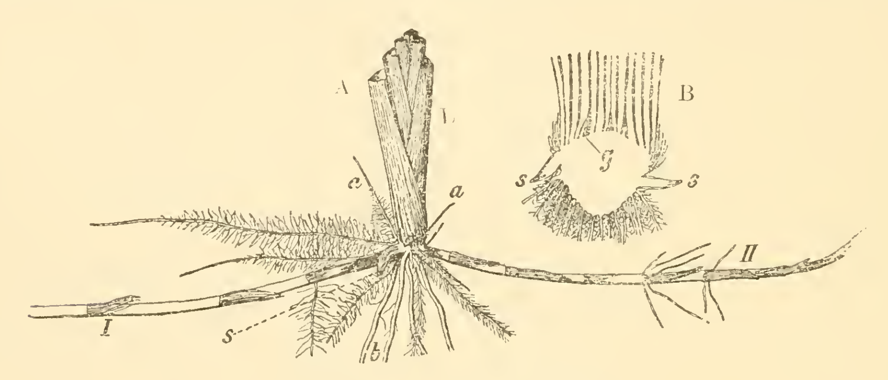


Fig. 209. *Sparganium ramosum.*
A Junge Pflanze im Monat August des ersten Lebensjahres, die Laubblätter L abgeschnitten; I und II ausläuferartige Seitensprosse; a Wasserwurzeln, b Haftwurzeln, s Anlagen von sekundären Ausläufersprossen. B Längsschnitt durch ein verdicktes Sprossende mit seiner gestauchten knollenförmigen Achse; in den Blattachseln haben sich Anlagen zu aufrechten Laubsprossen g entwickelt, ss Anlagen von ausläuferartigen Niederblattsprossen. (Nach Warming.)

Die horizontal wachsenden Sprosse von *S. ramosum* sind, wie F. Elfving (16, S. 489—494) zeigte, nicht als dorsiventral zu betrachten. Brachte derselbe nämlich an kultivierten Exemplaren die Rhizome in eine umgekehrte, um 180° gedrehte Lage, so dass sie mit ihrer früheren Oberseite nach unten gerichtet waren, so behielten sie ihre horizontale Wachstumsrichtung unverändert bei[1]). Ausläufer, die mit der Spitze vertikal aufwärts oder abwärts gerichtet wurden, krümmten sich auf dem kürzesten Wege, bis sie horizontal standen und in dieser Richtung weiter wuchsen. Diese Ausläufersprosse gehören also nach Elfving zu den radiären Organen, die sich unter Einwirkung der Schwerkraft horizontal stellen.

Aus den Blattachseln des knollenförmigen, gestauchten Sprossteils entwickeln sich im Laufe der Vegetationsperiode ein bis mehrere (bis 5) ausläuferartige Seitensprosse (Fig. 209 B bei s), die sich dem Muttersspross gleich verhalten.

[1]) Die betreffenden Kulturen wurden in Zinkkästen mit Glaswänden vorgenommen, so dass sich die oben erwähnten Erscheinungen ohne Verletzung der Pflanzen beobachten liessen.

Die Seitensprosse, die aus den vorwärts gerichteten Blattreihen entspringen, wachsen nach Durchbrechung des zugehörigen Tragblattes fast genau in der Richtung des ausläuferartigen Muttersprosses weiter, während die Sprosse der anderen Blattreihe eine abweichende Wachstumsrichtung einschlagen (Raunkiär). Knospen werden übrigens, wie schon Irmisch (87, S. 175) angibt, auch in allen übrigen, oberhalb der ausläuferartigen Seitensprosse stehenden Laubblattachseln (Fig. 209 B bei g) angelegt — und zwar sind die oberen floral, die unteren vegetativ; die letzteren nehmen aber in basifugaler Richtung an Stärke und Entwickelungsfähigkeit ab. Die Knospen, die unmittelbar auf die Ausläufersprosse folgen, können sich zu völlig aufrechten oder aufsteigenden Sprossen entwickeln; doch geschieht dies in der Regel erst ein Jahr nach ihrer Anlage. Die obersten vegetativen Knospen bleiben frühzeitig im Wachstum stehen und entwickeln sich unter normalen Verhältnissen niemals zu Sprossen (Raunkiär).

Obgleich die Verzweigung überwiegend von der Sprossumbiegungsstelle ausgeht, können schwächere Seitensprosse auch aus den Niederblattachseln der ausläuferartigen Sprossteile hervorgehen; diese entwickeln sich dann in der Regel in absteigender Folge.

Die Niederblätter, die übrigens im Laufe des Winters absterben, schliessen sich während der Wachstumsperiode der Sprosse dicht um deren Spitze zusammen, so dass sie den jungen Vegetationsscheiteln genügenden Schutz gewähren und zugleich die Sprossspitze befähigen, den Erdboden zu durchdringen (Raunkiär).

Die Sprosse können in jedem Entwickelungsstadium zur Winterruhe übergehen, so dass man sie im Herbst in sehr verschiedener Ausbildung antrifft. Daher ist es auch oft schwer, mit Bestimmtheit anzugeben, wieviel Wachstumsperioden einem bestimmten Individuum beizulegen sind. Der Regel nach sind 2 Sprossgenerationen für jede Vegetationsperiode anzunehmen. Ebenso ist die Dauer der dem Blühen vorausgehenden, vegetativen Sprossbildungen ziemlich unbestimmt; doch scheint, wenn die Sprosse überhaupt zum Blühen gelangen, die Blühbarkeit erst an 3—4 jährigen Sprossverbänden einzutreten. Eine bestimmte Stellung der steril bleibenden Sprosse konnte nicht aufgefunden werden (Raunkiär).

Im ganzen stimmt die Art der Sprossbildung von *Sparganium* — so besonders in dem periodischen Übergang der geophilen, horizontal wachsenden Niederblattsprosse in photophile, aufrechte Laubtriebe — mit den bei *Typha* (s. oben S. 353) geschilderten Verhältnissen überein. Spezifische Einrichtungen zum Schutz der jungen Spross- und Blattanlagen sind nicht vorhanden; jedoch bilden die zuletzt entwickelten Blätter in verwittertem Zustande eine Schutzhülle für die jungen Blattanlagen der Stammspitzen. Zumal stellen die verwesten Blattscheiden der aufrechten Laubblattsprosse zur Winterszeit einen den Sprossscheitel dicht umschliessenden Mantel her (Raunkiär). Es ist dies eine bemerkenswerte Analogie zu dem gleichen Verhalten von *Typha*, wo ebenfalls speziell ausgestaltete Überwinterungseinrichtungen fehlen. Die starke, schwammige Rinde der Ausläufersprosse stirbt ziemlich rasch ab, bleibt aber als Scheide rings um den Zentralzylinder des Stammes sitzen, der längere Zeit hindurch eine lebende Verbindung zwischen den verschiedenen Sprossgenerationen aufrecht erhält. Sowohl die Ausläufer als namentlich die knollenförmigen, aufsteigenden Sprossteile dienen als Speicherorgan für grössere Mengen von Reservestärke (Raunkiär).

Sparganium simplex verhält sich in seinen Sprossverhältnissen ähnlich wie das eben näher geschilderte *S. ramosum*, nur sind die Sprossglieder weniger kräftig. Boullu (5) sah die Rhizome nur auf nassem Schlammboden Blätter entwickeln, auf zu trockener Unterlage unterbleibt, wie auch bei *S. ramosum*, die Laubblattbildung.

S. minimum, dessen Rhizome in dem Schlick der Bodenunterlage verhältnismässig flach verlaufen, bildet dünne Nebenwurzeln, die nur von den Umbiegungsstellen der Sprosse ausgehen und sich stets abwärts richten. Der etwas angeschwollene, aufsteigende Sprossteil dieser Art trägt, wie bei *S. ramosum*, unterseits Niederblätter, oberseits Laubblätter. Aus den Achseln der obersten Niederblätter entspringen gegen 6 mit kürzerem oder längerem Ausläuferteil versehene Seitensprosse, die nach aufwärts an Länge und Entwickelungsfähigkeit abnehmen. Die oberen Sprosse entwickeln sich viel später als die unteren, bisweilen erst nach 2 Jahren. Die auch von Boullu (5) beobachteten Ausläufer können eine Länge von 20 cm erreichen, bleiben jedoch oft kürzer; sie sind nur 1—2 mm dick und bestehen aus 2—6 verlängerten Stengelgliedern. Am Grunde sind sie sehr spröde, so dass sie sich leicht vom Muttersspross abtrennen. Auch bei dieser Art werden in jeder Vegetationsperiode 1—2 Sprossgenerationen gebildet; die vegetative Sprossentwickelung dauert 3—4 Jahre, wobei die Sprosse mindestens 1—2 Jahre im Niederblattstadium verharren (Raunkiär).

Anatomischer Bau von Wurzel und Stengel.[1]) Die Wurzeln von *S. ramosum* zeigen nach Raunkiär (154 S. 263) unter der verkorkten Epidermis eine Schicht dünnwandiger, ziemlich grosser Zellen mit ebenfalls verkorkten Wänden. Weiter nach innen liegen 2—3 Lagen enger, dickwandiger Zellen. Die dann folgende Innenrinde besteht aus sehr regelmässig zu Radialreihen angeordneten, dünnwandigen Zellen, zwischen denen schon frühzeitig Interzellularräume auftreten; diese verschmelzen bei weiterem Wachstum der Wurzeln zu spaltenförmigen, radialen Durchlüftungskammern, die durch meist einschichtige Gewebeplatten getrennt werden. Der von einer dünnwandigen Endodermis umgebene Zentralzylinder nimmt etwa $^1/_5$ des Wurzelquerschnitts ein und ist 10—17strahlig mit ziemlich dünnwandigem Mark. Letzteres wird dagegen von Saccardo (49 S. 5) als sklerenchymatisch bezeichnet. In den jungen Wurzeln von *S. simplex* fand Chauveaud (11 S. 358—359) die ersten Siebröhren (Protoleptom) in der Regel an sechs weit voneinander entfernten Stellen des Zentralzylinders angelegt; in späteren Stadien besteht jedes Leptombündel aus vier bis sechs Siebröhren, die sich in zentripetaler Folge ausbilden.

Der ausläuferartige Teil der Sprosse besitzt eine aus ungleichen Schichten aufgebaute Rinde, die etwa $^3/_5$ der Stammquerschnittsfläche ausmacht. Die Aussenrinde ist etwa 15 Zellenlagen mächtig; ihr äusserer Teil wird von verkorkten, inhaltsleeren Zellen gebildet, während die Zellen der Innenpartie Stärkemehlkörner enthalten und Zellulosewände besitzen. Auf der Grenze der beiden ungleichen Schichten liegt eine Reihe kleiner, von Bast umschlossener Leitbündel, die aber auch zerstreut innerhalb der stärkeführenden Schicht auftreten. Die Innenrinde wird durchgehends aus sternförmigem Durchlüftungsparenchym (Pneumatenchym) gebildet, dessen Zellen hier und da einige Stärkemehlkörner enthalten.

Der angeschwollene, bis zu 2 cm dicke, an der Umbiegungsstelle gelegene Sprossteil kennzeichnet sich durch reichlich entwickeltes, amylumführendes Parenchym als das Hauptmagazin zur Aufspeicherung der Reservestoffe.

In dem aufrechten, blühbaren Stengel (Fig. 210) ist die Rinde viel schwächer entwickelt als im Rhizom und nimmt dort nur etwa $^1/_6$ der Stammquerschnittsfläche ein. Sie wird aus rundzelligem Parenchym (Fig. 211 bei B) mit zahlreichen grossen Interzellularräumen (C) aufgebaut. Nach aussen zu treten zerstreute, von Bast begleitete Gefässstränge (D) auf. Die Bündel des Zentral-

[1]) Eine ziemlich ausführliche Darstellung von den anatomischen Verhältnissen der Gattungen *Sparganium* und *Typha* hat F. Saccardo (49) gegeben. Wir folgen in der histologischen Schilderung vorzugsweise den Angaben von Raunkiär.

zylinders führen in der Regel äussere und innere Bastbelege. Die Grenze zwischen Zentralzylinder und Rinde wird von einem 3—7 Zellenlagen mächtigen Bastringe (Fig. 210 bei R, Fig. 211 bei E) hergestellt, an den sich von aussen und innen einzelne Gefässbündel anlehnen.

Blatt. In der Blattbildung zeigen die verschiedenen *Sparganium*-Arten eine mit der mehr aërophilen oder hydrophilen Lebensweise zusammenhängende Veränderlichkeit. Die Luftblätter von *S. ramosum* werden 1,5—2 m lang und etwa 1,5—3 cm breit; ihr Querschnitt (Fig. 212) ist dreikantig und der Kiel deutlich ausgeprägt. Ähnlich, nur kürzer und schmäler, sind sie bei *S. simplex*. Letztere Art entwickelt ausserdem in tieferem oder stärker strömendem Wasser

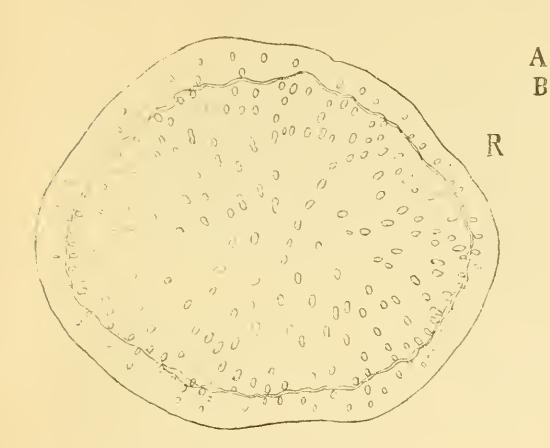


Fig. 210. *Sparganium ramosum.*
Querschnitt durch den blühbaren Stengel.
R Sklerenchymring. 7 : 1. (Orig. Dr. W. Lang.)

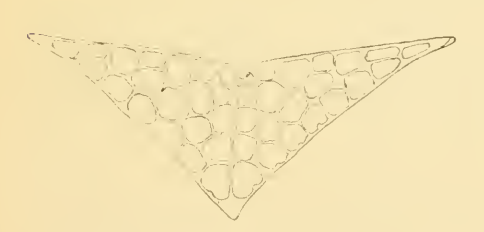


Fig. 212. *Sparganium ramosum.*
Querschnitt durch den mittleren Teil eines Blattes, mit seinen Luftkammern.
4 : 1. (Orig. Dr. W. Lang.)

Fig. 211. *Sparganium ramosum.*
Stück eines Querschnittes durch den oberirdischen Stengel.
A Epidermis, B Assimilationsparenchym, C Luftgang, r Sekretzelle mit Raphiden, D rindenständiges Gefässbündel mit innerem und äusserem Bastbelag, E Sklerenchymscheide. 70 : 1. (Orig. Dr. W. Lang.)

dünne, schlaffe, linienförmige Wasserblätter, die entweder ganz untergetaucht sind oder deren oberer Teil auf der Wasseroberfläche, wie auch bei den Blättern von *S. minimum*, schwimmt.

Die Luftblätter von *S. ramosum* und *simplex* sind im Verhältnis zu ihrer bedeutenden Länge nur schwach gebaut. Es wird dies von Raunkiär damit in Zusammenhang gebracht, dass diese Arten im Schutze anderer Sumpfpflanzen zu wachsen pflegen und daher einem Einknicken durch Winddruck weniger ausgesetzt sind. Das Blattstereom ist nur mässig entwickelt. Nach der Spitze zu ist das Blatt flach und dünn mit einem niedrigen, unterseits vorspringenden Kiel.

Dieser nimmt weiter abwärts an Höhe und Breite zu, während die dünnen Seitenflanken der Spreite sich verschmälern und am Blattgrund ganz verschwinden, so dass hier der Querschnitt fast ein gleichseitiges Dreieck bildet. Unmittelbar unter der Blattepidermis (Fig. 213 bei A) liegt ein aus 2—4 Zellenlagen gebildetes Assimilationsparenchym (B) mit einer Reihe darin eingesenkter Gefäss- und Stereomstränge (C), die am stärksten über den Kanten des Stiels entwickelt sind. Das Innere wird ganz von Luftkammern (Fig. 212) durchsetzt; wie bei *Typha* sind deren Längsscheidewände geschlossen, die Querwände dagegen durchbrochen und von zierlich sternförmigem Durchlüftungsparenchym gebildet. Die Luftkammern werden ausserdem von sehr zarten Sternzellen mit langen, dünnen, fast fadenförmigen Armen durchzogen.[1])

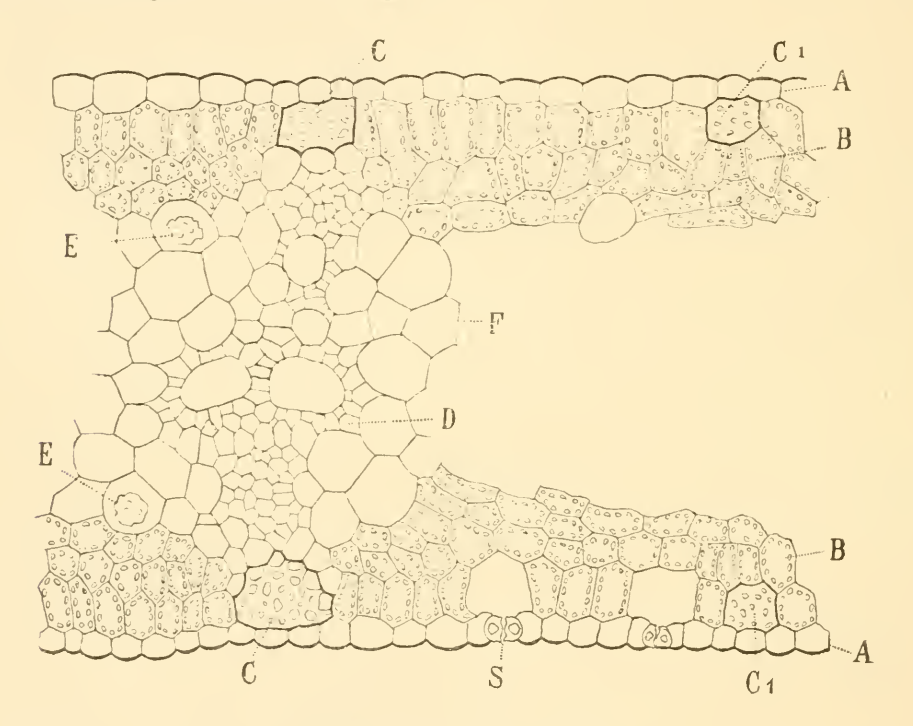


Fig. 213. *Sparganium ramosum.*
Stück eines Querschnittes durch den oberen Teil des Blattes, die Blatt-Aussenseite nach unten gerichtet.
A Epidermis, S Spaltöffnung, B Assimilationsparenchym, C Baststränge, die von Leitbündeln D begleitet werden, C_1 isolierte Baststränge, E Sekretzellen mit Kristalldrusen von Calciumoxalat, F Parenchym der Blattdiaphragmen. 190 : 1. (Orig. Dr. W. Lang.)

In dem dünnen obersten Blatteil, sowie auch an den verschmälerten Flanken liegt nur eine einzige Reihe von Luftkammern, dagegen kommen weiter abwärts, wo der Kiel dicker wird, mehrere — bis zu 8 — Reihen solcher Kammern zur Ausbildung; ihre Längscheidewände enthalten Gefässstränge besonders da, wo die Kammerwände zusammenstossen.

Die jugendlichen Blätter sind vom Wasser gar nicht oder schwer benetzbar.

Sp. minimum (Fig. 214), das gern auf dem Grunde des Wassers am Rande

[1]) Vgl. hierzu die Abbildungen von F. Saccardo (49, Taf. III, Fig. 3).

von Seen, Tümpeln und Gräben wächst, besitzt schmale, 4—6 mm breite, dünne und flache, linienförmige Blätter, von denen in der Regel wenigstens die grundständigen und die unteren stengelständigen im Wasser fluten. Auf Stellen, deren Wasserstand im Sommer stark sinkt, wächst die Pflanze häufig auf nasser Erde, was sie sehr gut verträgt; die Blätter liegen dann entweder dem Boden auf oder erheben sich mehr oder weniger in die Luft. Das Blatt von *S. minimum* bildet nur eine einzige Reihe von Luftkammern (Fig. 214 D) aus. Die Oberhautzellen sind gross und dünnwandig; Spaltöffnungen kommen auf beiden Blattseiten vor, doch sind sie zahlreicher auf der Oberseite. Die Schliesszellen liegen in gleichem Niveau mit den übrigen Epidermiszellen. An der Blattoberseite bildet das Assimilationsparenchym zwei Zellenlagen, an der Unterseite nur eine einzige Lage und erscheint hier infolgedessen schwächer grün als oberseits. Gegen 10 von lückenlosen, saftführenden Parenchymzellen gebildete Längsscheidewände teilen das Blatt der Länge nach in eine entsprechende Zahl von Luftkammern, die wieder durch Querwände in eine grosse Anzahl kleinerer Abteilungen gefächert werden. Die Querwände bestehen auch hier aus einer einzigen Lage von sternförmigem Durchlüftungsgewebe, dessen Lücken den Luftaustausch zwischen allen Kammern der gleichen Längsreihe ermöglichen. Wie bei den übrigen Arten werden auch hier die Hohlräume von einem lockeren, sehr zarten Geflecht lang- und dünnarmiger Sternzellen durchzogen.

In die Längswände, die im Blattquerschnitt als Querlamellen erscheinen, ist jederseits ein schwacher, von Stereom als Trägergurtung begleiteter Gefässstrang eingesenkt, und zwar ist das der Blattunterseite zugewendete Bündel das stärkere, während das der Gegenseite schwächer ist und nach dem Blattrande zu nur noch aus mechanischem Gewebe besteht oder zuletzt ganz verschwindet. Mitten vor jeder Luftkammer verläuft ausserdem längs der Mittellinie des Blattes je ein kleiner, in das Assimilationsgewebe eingebetteter Sklerenchymstrang zur Verstärkung der Biegungsfestigkeit.

Fig. 214. *Sparganium minimum.*
A Fruchttragender Zweig, 1 : 1. B einzelne weibliche Blüte, 4 : 1. C Frucht mit Perigonresten, 4 : 1. D Blattquerschnitt.
(A nach Reichenbach, B—D nach Graebner.)

S. affine und *diversifolium* stehen ihrer Blattbildung nach ungefähr in der Mitte zwischen *S. ramosum* und *S. minimum*, indem sie sowohl aufrechte oder überhängende Luftblätter, als flutende, flache Wasserblätter zu bilden pflegen. Die erstgenannte Art (Fig. 215) zeichnet sich durch ihre dicklichen, auf dem Rücken abgerundeten (Fig. 215 D), meist in eine lange, fadenförmige Spitze ausgezogenen Blätter mit auffallend weit aufgetriebenen Scheiden aus, während *S. diversifolium* ziemlich gleichmässig breite (3—6 mm) Blätter von dunkelgrüner Farbe besitzt, von denen die unteren, flutenden vor der Blütezeit meist absterben und die oberen auf dem Rücken flach gewölbt bis kantig sind. Eine genauere Untersuchung des Blattbaues dieser Arten mit Rücksicht auf den mehr aërophilen oder hydrophilen Charakter ihrer verschiedenen Formen steht noch aus.

Nach den Beobachtungen Raunkiärs bildet *S. simplex* bisweilen weit ausgedehnte, völlig untergetauchte Bestände von sterilen Stöcken mit ausschliesslich flutenden Wasserblättern, wie sie ähnlich auch von *Sagittaria sagittifolia*[1]) und *Scirpus lacustris* bekannt sind. Diese Abänderungsform tritt in tieferem Wasser von Seen und in Flussläufen mit stärkerer Strömung auf. Die Wasserblätter der

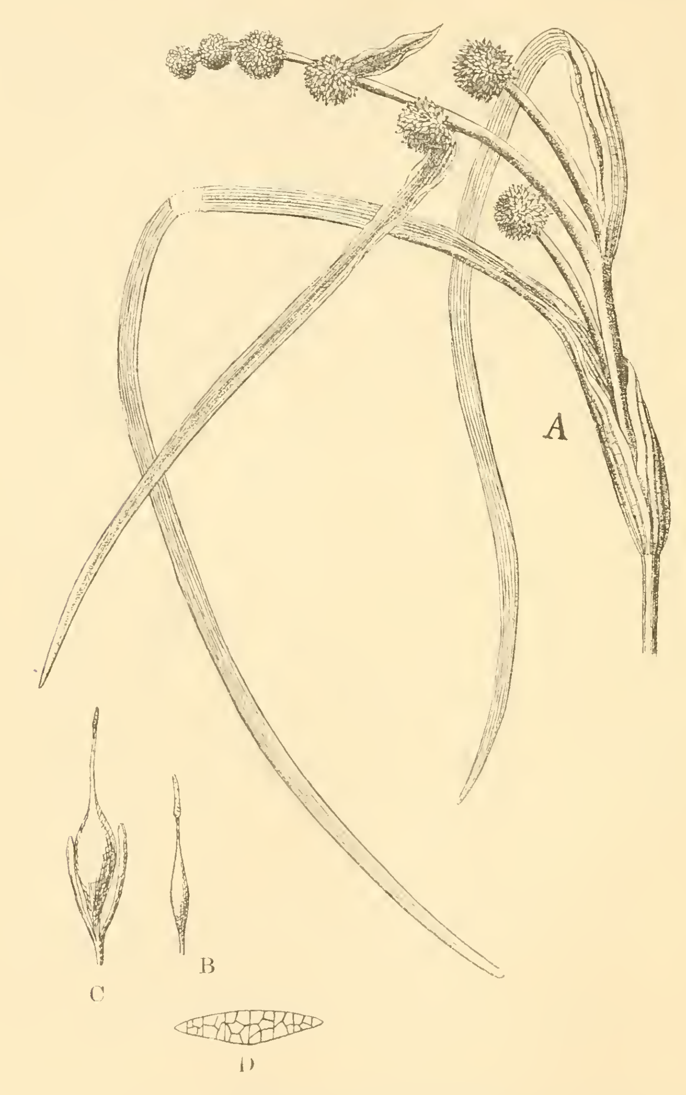


Fig. 215. *Sparganium affine.*
A Oberer Teil einer blühenden Pflanze, 1 : 1. B einzelne weibliche Blüte, 4 : 1. C Frucht mit Perigonresten, 4 : 1. D Blattquerschnitt. (A nach Reichenbach, B—D nach Graebner.)

in Rede stehenden Form sind oft länger als 1 m, dabei nur 4—8 mm breit, sehr dünn und immer nur mit einer einzigen Lage von Luftkammern ausgestattet. Im anatomischen Bau gleichen diese Blätter durchaus denen von *S. minimum.*

[1]) Vgl. Goebel, 54 II, S. 290—295.

Sie haben habituell auch eine grosse Ähnlichkeit mit den entsprechend entwickelten Blättern steriler Individuen von *Sagittaria* und *Scirpus lacustris*, doch lassen sich nach Raunkiär die Blätter der drei genannten Pflanzen leicht durch das Maschennetz unterscheiden, das von ihren Gefässbündeln und Luftkammerwänden gebildet wird. *Sagittaria* zeigt nämlich zwischen den parallelen Blattlängssträngen eine Anzahl schief gerichteter Queranastomosen, wie sie bei den anderen Arten nicht vorkommen. Von diesen zeichnet sich *Sparganium* durch ein Netz mit fast quadratischen Einzelmaschen, *Scirpus lacustris* dagegen durch ein solches mit längsgestreckten. schmal-rechteckigen Maschen aus (s. Raunkiär a. a. O., Fig. 17).

Übergänge zwischen der blütentragenden und der sterilen Form von *S. simplex* sind selten. obgleich sie unter Umständen dicht nebeneinander — die eine am Ufer. die andere auf dem Grunde von Wasserläufen und Seen — auftreten können. Raunkiär beobachtete eine solche Übergangsform mit Blütenstengel und lauter flutenden Wasserblättern in Dänemark im Stjernfluss bei Lundenaes; sie wuchs bei 1.5 m Wassertiefe auf der Grenze zwischen dem Sumpfpflanzengürtel und einer Zone stärkerer Aussenströmung, durch die der blütentragende Stengel auf und nieder schwankte und bisweilen ganz in das Wasser gezogen wurde. Diese Form. die in Dänemark sonst nur an wenigen Standorten (bei Haesede und Ribe) vorkommt. ist von Fries als *S. simplex* var. *longissima* bezeichnet worden; Ascherson und Graebner (Synopsis I. S. 286) betrachten sie wegen ihres eigenartigen Verhaltens und ihrer sehr charakteristischen Tracht (mit den meist sehr grossen weiblichen Köpfen) als eine gute Rasse oder vielleicht Unterart des typischen *S. simplex*.

Wie bei *Typha*. sterben auch bei *Sparganium* die Luftblätter im Herbst ab. sobald der Frost beginnt; doch kommt es selbstverständlich dabei auf den Standort an. In dicht bewachsenen Gräben, kleinen Waldmooren und an ähnlichen Stellen erhalten sich wenigstens die unteren Blatteile noch längere Zeit in der kalten Jahreszeit lebend. Das vor dem Blühen erfolgende Absterben der flutenden, grundständigen Wasserblätter bei Arten der Sektion *Natantia*, wie *S. diversifolium*, wurde bereits erwähnt.[1])

Die Blattscheiden, die bei *Typha* durch innenseitige Schleimabsonderung ausgezeichnet sind. besitzen bei *Sparganium* diese Funktion nicht. Sie setzen sich hier meist nur wenig von der Blattfläche ab und fallen besonders an den grundständigen Laubblättern durch ihren weisshäutigen Rand auf. Im unteren Teil der Blattscheiden schimmert das Luftkammernetz des Blattinnern deutlich durch. so dass Čelakovsky (10, Fig. 12) diesen Umstand zur Unterscheidung der verschiedenen Formen von *Sp. ramosum* benutzt hat. Nach seiner Angabe (a. a. O. S. 381) sind die Luftlücken bei *S. neglectum* Beeby ungefähr ebenso hoch wie breit. während sie bei der Hauptform fast doppelt so hoch wie breit sein sollen. Doch hält Graebner (26 S. 4) den angegebenen Unterschied nicht für stichhaltig.

Der aufrechte Teil des blühbaren Stengels von *S. ramosum* trägt in der Regel 2—4 grundständige, sich dicht aneinanderschliessende Laubblätter, höher hinauf folgen dann bis zum Blütenstande noch mehrere andere Laubblätter mit annähernd gleich langen Internodien und zuletzt die mit laubartigen Tragblättern besetzte Inflorescenz.

Blütenstand. Blütenbildung. Die Anlage der Inflorescenz und ihrer

[1]) Bei dieser Art sind die Wasserblätter vermutlich als die ursprüngliche Form der Blätter zu betrachten. Ob auch die nach der Keimung auftretenden Erstlingsblätter ausschliesslich untergetauchte Wasserblätter sind, bedarf bei den verschiedenen Arten von *Sparganium* noch weiterer Untersuchung.

Ausgliederungen wurde genauer von Dietz (13 S. 37—41) bei *S. ramosum* untersucht. Der Vegetationsscheitel der sich zum Blühen vorbereitenden Sprosse beginnt bereits im April sich stärker zu wölben und zunächst in zwei Reihen stehende Primärhöcker (Fig. 216 A) zu erzeugen; von diesen entwickeln sich die unteren zu sekundären Achsen, die ihrerseits in den Achseln winziger Blattanlagen neue. tertiäre Ausgliederungen (Fig. 216 B) als Anlage der Einzel-Inflorescenzen produzieren. Die anfangs zweireihige Stellung der Inflorescenzhöcker bleibt nicht erhalten; vielmehr bilden die Höcker der Hauptachse in der Regel vier, die der Sekundärachsen dagegen nur drei Reihen. da hier an der gegen die Hauptachse gewendeten Seite die Ausgliederung der Höcker durch die Druckverhältnisse verhindert wird. Erst bei der späteren Streckung der Inflorescenz wird die zweireihige Anordnung der Seitenglieder mehr oder weniger wieder hergestellt.

Die Anlage von Einzelblüten erfolgt erst dann, nachdem die Höcker der Sekundärachsen eine gewisse Grösse erlangt haben, und zwar beginnt an den untersten sekundären Höckern der Hauptachse, falls sich hier der weibliche Blütenstand entwickelt. zunächst die Bildung weiblicher Blüten. desgleichen an

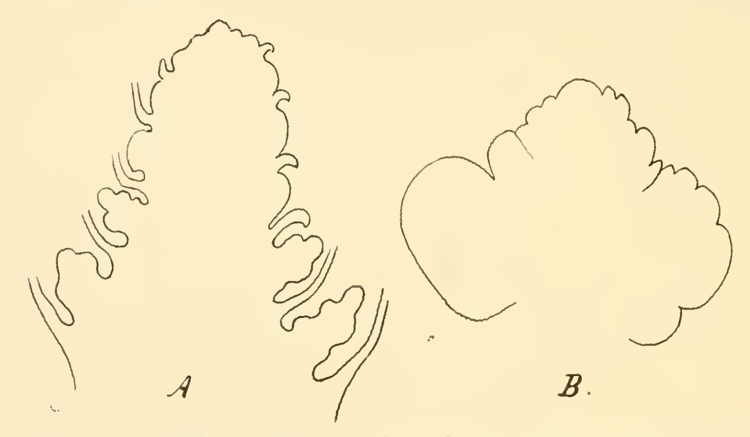


Fig. 216. *Sparganium ramosum.* Anlage der Inflorescenz, schematisch.
A Die Primärachse mit ihren Blütenstandshöckern. B Eine Sekundärachse mit ihren Blütenstandshöckern. 20 : 1. (Nach Dietz.)

den darüber liegenden 1—2 Höckern, die im Vergleich zu den übrigen viel grösser sind. Erst später erscheinen männliche Blüten an den Höckern der Primärachse und weibliche Blüten auf den tertiären Ausgliederungen. zuletzt nahe an den Spitzen der Sekundärachsen männliche Blüten. Abwärts nimmt die Blütenbildung an den weiter unten liegenden Inflorescenzhöckern ab. so dass die tieferen Sekundärachsen nur noch wenig männliche Blütenstände, die 1—2 untersten nur weibliche Inflorescenzen ausbilden; die übrigen Blütenstandshöcker verkümmern. Nur die der Spitze der Inflorescenz nahestehenden Blütenstandshöcker können sich ungehindert entwickeln, die in den Achseln der unteren Blätter sitzenden kommen wegen des hier herrschenden Druckes nicht zur vollen Ausbildung oder entwickeln. wie auch die unteren ♀-Blütenstände von *S. simplex*. einen verlängerten Stiel. der um ein Stück an der Hauptachse extraaxillär verschoben erscheint. Die Annahme von Čelakovsky, dass diese Verschiebung durch ein Verwachsen von Seitenspross und Hauptachse veranlasst sei, hat schon Goebel (24 S. 195) dahin berichtigt, dass hier in Wirklichkeit nur eine nachträgliche Streckung des zwischen Deckblatt und Seitenachse liegenden Stammstücks eintritt.

Die in den Achseln der unteren Blätter auftretenden Blütenstandshöcker, die sich zu sekundären Achsen ausbilden, entwickeln sich an der Primärachse nur selten zu weiblichen Blütenständen, während dies an den unteren 2—4 tertiären Achsen gewöhnlich geschieht.

Die Internodien des Blütenstandes zeigen an der Seite der Sekundärachsen nach Dietz einen flachen Eindruck, der sich durch den bei der Organanlage vorhandenen Druck erklärt. Charakteristisch ist auch die Knickung der Sekundärachsen an den Ursprungsstellen der weiblichen Köpfchen.

Im anatomischen Bau der männlichen und weiblichen Inflorescenzglieder (von *S. ramosum*) tritt nach Dibbern (12 S. 347—348) der Unterschied hervor, dass der mechanische Bastring unterhalb der weiblichen Blütenköpfe viel stärker entwickelt ist als in der Höhe der männlichen Blütenstände, wo er zuletzt ganz verschwindet. Die Teile der Achse, die die stärkste Last des Blüten- und Fruchtstandes zu tragen haben, sind also auch anatomisch am festesten konstruiert.

Die Blüten erscheinen am Blütenstandsboden fast stiellos, so dass die am primären Achsenende und an den Sekundärachsen auftretenden Inflorescenzen als Ähren mit verkürzter Achse („Köpfchen") und der vollständige Blütenstand von *S. ramosum* als eine aus locker stehenden Köpfchen zusammengesetzte, verzweigte Ähre, der von *S. simplex* im unteren Teil als Traube, im oberen als Ähre zu bezeichnen ist. Bei den übrigen Arten wird der Blütenstand in der Anzahl der Köpfchen weiter reduziert, so dass schliesslich (bei *S. minimum*) meist nur ein männliches Köpfchen nebst 2—3 weiblichen Köpfchen zur Ausbildung gelangt. Dagegen beträgt die Zahl der an der Hauptachse von *S. ramosum* auftretenden männlichen Köpfchen 10—20, an den Sekundärachsen 10—15; darunter stehen 2—4 weibliche Köpfchen. Die Einzelblütenstände werden bis zur Blühreife von hüllartigen Tragblättern bedeckt, die unten laubig, höher hinauf oft häutig und hochblattartig erscheinen. Zuerst tritt das oberste Köpfchen aus seiner Blatthülle hervor, dann folgen die übrigen in basipetaler Ordnung; die untersten bleiben in der Regel unentwickelt und treten oft gar nicht aus ihren Blattachseln hervor (Dietz).

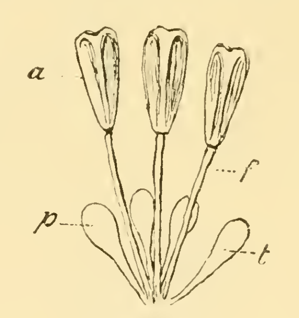


Fig. 217.
Sparganium ramosum.
Einzelne männliche Blüte.
p Perigonblätter, t Tragblatt, f Filament, a Anthere. 6 : 1.
(Nach Engler.)

Die männlichen und weiblichen Einzelblüten erscheinen an den höckerförmigen Inflorescenz-Ausgliederungen in dichtgedrängter Stellung und akropetaler Folge. Im Umkreis der männlichen Blütenhöcker treten frühzeitig die Anlagen von 3 oder mehr (bis 5) Perigonblättern auf. Im entwickelten Zustande bilden sie häutige, an der Spitze etwas gezähnelte, am Rande durchscheinende, ei- oder spatelförmige Blättchen (Fig. 217 bei p). Sie werden von mehreren (3—4) zarten Leitbündeln durchzogen und enthalten einige raphidenhaltige Zellen. In Form und Struktur stimmen sie mit den Perigonblättern der weiblichen Blüten überein.

Abwechselnd mit den Perigonblatthöckern treten die Staubblattanlagen auf; ihre Zahl schwankt in der Einzelblüte zwischen 3—8, doch ist 3 als die Normalzahl zu betrachten. Bei der Blühreife strecken sich die dünnen und zarten Filamente (Fig. 217 bei f) über die Perigonblätter hinaus und werden 2—3 mal länger als diese. Da sie hierbei längere Zeit straff bleiben, behalten auch die männlichen Köpfchen ihre kuglige Form bei. Die ca. 1 mm langen Antheren (Fig. 217 bei a) sind mehr oder weniger keilförmig und haben ein nach oben zu verbreitertes Konnektiv; die seitlich stehenden Beutelhälften öffnen sich mit einem

Längsspalt und entlassen den gelben, ellipsoidischen, von drei Meridionalfalten durchzogenen Pollen.[1]) Warnstorf (**208** S. 55) beschreibt die Pollenzellen als kugeltetraëdrisch mit netzigwarziger Oberfläche. Nach Lidforss (**112** S. 312) haben sie einen Durchmesser von 27,6 μ und keimen in destilliertem Wasser nach Angabe dieses Beobachters (**111** S. 9) sehr gut. Der Pollen zeigt also ein Verhalten, wie es bei Pflanzen mit ungeschützten männlichen Sexualorganen die Regel bildet.

In der Entwicklung unterscheiden sich die weiblichen Blütenstände dadurch von den männlichen, dass ihre Anlagen schon frühzeitig einen 4—5 mal grösseren Umfang annehmen. An diesen stark vergrösserten Ausgliederungen erscheinen dann in den Achseln winziger Tragblätter die Höcker der weiblichen Blüten, die gleich den männlichen zunächst 3 Perigonblatthöcker ausgliedern. Kurze Zeit später erhebt sich das Fruchtblatt in Form eines Ringwalls; nahe dessen Grunde entsteht auch die Samenanlage als ein abwärts hängender Zapfen. Sie stimmt in ihrer epitropen Stellung mit der von *Typha* überein (Dietz).

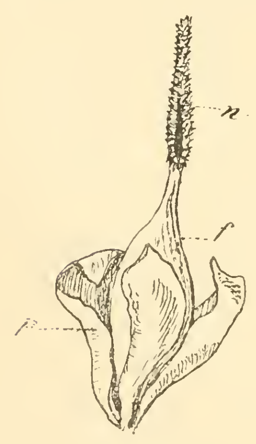


Fig. 218.
Sparganium simplex.
Einzelne weibliche Blüte.
p Perigonblätter, f Fruchtkoten, n Narbe. 10 : 1. (Nach Schumann.)

Die erwachsene weibliche Blüte (Fig. 218) besitzt in der Regel 3 Perigonblätter, die sich durch etwas grössere Breite von den zugehörigen Tragblättern unterscheiden und mehr oder weniger keilförmig, bisweilen an der Spitze zweispaltig, sind. Ihre Färbung erscheint bei *S. neglectum* weisslich und fast blumenblattartig, bei anderen Arten hell- bis dunkelbräunlich. Der einfächerige Fruchtknoten (f) verjüngt sich allmählich in den Griffel, der eine 3 mm lange, einseitig mit Papillen besetzte Narbe (n) trägt. Diese ist bei der Mehrzahl der einheimischen Arten fadenförmig und 5—6 mal so lang als breit; nur *S. minimum* besitzt eine kürzere, eiförmige oder kopfige Narbe.

Ausnahmsweise kommen Blüten mit doppeltem Perigonkreise und auch solche mit 2 Fruchtblättern vor.

Einige hundert Staubblätter gehören (bei *S. ramosum*) zu einem männlichen Köpfchen, 100—150 Narben zu einem weiblichen (nach Knuth, **102** II, 2 S. 427). Auffallend grosse (bis zu 3 cm Durchmesser) weibliche Köpfchen zeichnen die flutende Form von *S. simplex* aus (nach Ascherson und Graebner a. a. O. S. 286).

Die Geschlechtsreife tritt in den weiblichen Blüten nach der übereinstimmenden Angabe der meisten Beobachter wie Axell (**6** S. 115), Behrens (4, nach Bot. Jahresb. 1879 I. S. 99), Focke (22 S. 107—109) und Kerner (**95** II. S. 286) bedeutend[2]) früher ein als in den männlichen Blüten (Metandrie). Auch Raunkiär (a. a. O.) gibt an, dass die Narben häufig bereits verwelkt sind, ehe die männlichen Köpfe an derselben Pflanze zu blühen beginnen. Kerner v. Marilaun sah — nach hinterlassenen Aufzeichnungen — bei *S. ramosum* die weiblichen Blüten um 2—3 Tage den männlichen in der Geschlechtsreife vorauseilen. Dagegen fand Graebner (26 S. 7), dass bei den Arten mit mehreren männlichen Köpfchen sich gewöhnlich die untersten derselben zuerst entwickeln und darauf die Narben der weiblichen Köpfchen empfängnisfähig

[1]) Vgl. Schumann 57 S. 497.

[2]) Auch das in Nordamerika verbreitete *S. eurycarpum* stimmt nach dem Zeugnis von Lester Ward (67 S. 100) in der Art der Geschlechtsreife mit unseren einheimischen Arten überein.

werden. Warnstorf betont (**208** S. 55), dass zu dieser Zeit bei weitem nicht alle männlichen Köpfchen verblüht sind, sondern einige von ihnen erst mit der Entfaltung beginnen. Es soll infolgedessen bei *Sparganium* nach Graebner die Fremdbestäubung weniger gesichert sein, als bei *Typha*; auch fand genannter Beobachter einzeln stehende, weit von einander entfernte *Sparganium*-Pflanzen meist mit reichlichen Früchten versehen, die nach seiner Meinung in diesem Fall nur infolge Bestäubung mit eigenem Pollen entstanden sein konnten. Von Kirchner bei Hohenheim am 13. Juli 1900 beobachtete Exemplare von *S. simplex* waren ausgeprägt metandrisch (Fig. 219).



Fig. 219. *Sparganium simplex.*
Metandrischer Blütenstand, die Narben der weiblichen Köpfe empfängnisfähig, die Antheren der männlichen Blüten noch geschlossen. 1 : 1. (Orig. K.)

Als Blütezeit der meisten *Sparganium*-Arten wird in den Florenwerken Juni und Juli, für *S. ramosum* und *affine* auch der Monat August, für *S. oocarpum* noch der September angegeben. Fritsch (23) berechnete für Wien als mittleres Datum des Aufblühens von *S. ramosum* den 14. Juni als Mittel aus 9 Beobachtungsjahren und desgleichen für *S. simplex* den 10. Juli als Mittel aus 12 Beobachtungsjahren.

Da die Blüten nektarlos sind und sonstige Anlockungsmittel für Insektenbesuch fehlen, ist mit Kölreuter (**104**) Anemogamie anzunehmen. Für diese Bestäubungsart spricht vor allem die Stellung der dichtgedrängten, reichlich

Pollen ausstreuenden Blütenköpfchen an der Spitze der beweglichen, frei in die Luft aufragenden Infloreseenzachsen, desgleichen der Bau der weiblichen Blüten mit ihren langfädigen, zum Auffangen des Pollens geeigneten Narben. Dass in einzelnen Fällen auch Insektenbesuch stattfinden kann, wie ihn Dietz (13 S. 49) und auch Schumann (57 S. 497) ohne nähere Angaben voraussetzen, ist kein Einwurf gegen die Anemogamie der Pflanze. Vielleicht steht die auffallend helle Färbung des weiblichen Perigons bei *S. simplex* mit einer Hinneigung zu Entomogamie in Zusammenhang.

Die monöcische Geschlechtsverteilung mit räumlicher Sonderung in höher stehende weibliche und tiefer stehende männliche Inflorescenzen schliesst Autogamie aus. Geitonogamie ist wohl vorherrschend, doch kommt bei stärkerem Grade von Metandrie sicher auch Kreuzbestäubung zur Geltung. Von spontanen Hybriden sind 2 Formen (*S. neglectum* × *simplex* und *S. polyëdrum* × *simplex*) bekannt, deren Pollenzellen und Früchte häufig verkümmern (nach Ascherson und Graebner a. a.

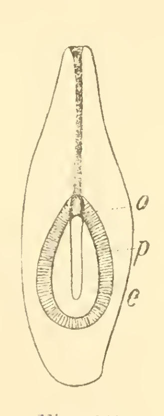


Fig. 220.
Sparganium ramosum.
Längsschnitt durch die reife Frucht.
o Samendeckel, p Steinzellenschicht des Perikarps, e Endosperm und Embryo des Samens. 5 : 1. (Nach Hegelmaier.)

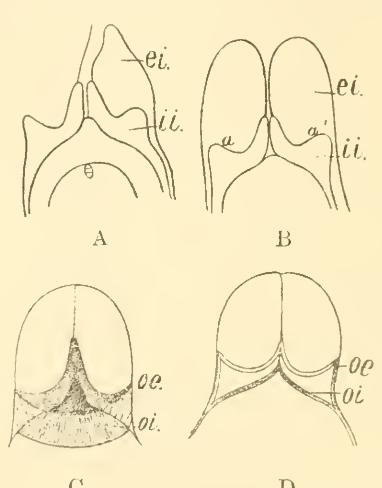


Fig. 221. *Sparganium ramosum.*
Bildung der Samendeckel.
A und B Mikropyleteil von Samenanlagen kurz nach der Befruchtung, im Längsschnitt A in der Richtung der Raphe, B in dazu senkrechter Richtung. C und D Samendeckel des reifen Samens, C in Flächenansicht, D im Längsschnitt. 50 : 1. (Nach Hegelmaier.)

O. S. 286—287). — Sexualvariationen, so z. B. einzelne männliche Blüten innerhalb der weiblichen Köpfchen, kommen gelegentlich vor.

Frucht- und Samenbildung. Aussäungseinrichtungen. Die Weiterbildung der weiblichen befruchteten Geschlechtszelle zum Embryo wurde 1874 von Hegelmaier (30) und die histologische Entwickelung des Sexualapparates überhaupt von D. H. Campbell (7.8) näher untersucht. Ökologisches Interesse beansprucht die Bildungsweise der beiden Samendeckel, die hier bei *Sparganium* deutlich eine Lücke des sonst ringsum den Samen umschliessenden, steinharten Endokarps (Fig. 220 bei o und p) ausfüllen. Die beiden verholzten Deckel stecken mit ihren konisch verjüngten Spitzen in einander und gehen wie bei *Typha* aus den Mikropylarteilen des äusseren und inneren Integuments der Samenanlage hervor (Fig. 221).

Im einzelnen ist die Entwickelung nach Hegelmaiers Darstellung (a. a. O. S. 715—716) folgende. Zunächst vermehren sich die das Exostom umgebenden

Zellen stark und strecken sich dann derartig, dass sich die Ränder des Kanals berühren und das Endostom überbrücken. Weiter dehnt sich das äussere Integument (ei) unter starker Streckung seiner inneren Zellenlage zu einem wallartigen Vorsprunge aus (Fig. 221 A und B bei a und a'), der sich in das innere Integument einkeilt. Letzteres (ii) greift aber auch seinerseits durch Bildung eines Ringwalls in das äussere ein. Indem sich so die beiden Mikropylarteile wechselseitig in einander keilen und später Zellwandverdickungen — in der Innenschicht des äusseren und in der Aussenschicht des inneren Integuments — hinzutreten, bilden sich 2 übereinanderliegende, verholzte und braun gefärbte Platten (Fig. 221 C und D). Das Operculum exterius (oe) geht aus dem äusseren Integument hervor und hat die Gestalt eines Deckels mit konisch sich erhebender Mitte und aufgekrämpten Rande. Auf ihm sitzt ein inhaltsloses, dünnwandiges Gewebe, das aus dem nicht verdickten Teil der Exostomzellen hervorging. Das Operculum interius (ie) bildet sich aus den Zellwandverdickungen in der Aussenschicht des inneren Integuments und hat eine dem Aussendeckel vollkommen ähnliche Form. Die ursprünglich zwischen den peripherischen Teilen der beiden Deckel gelegenen,

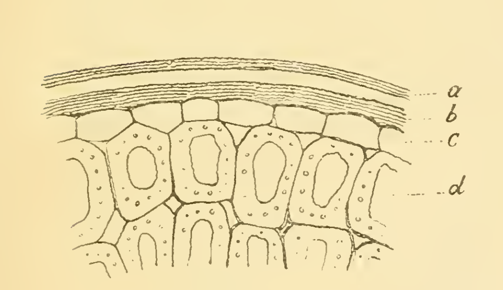


Fig. 222. *Sparganium ramosum.* Querschnitt des Samens.

a Äussere, b innere Samenschale, beide mit zusammengeschrumpften Zellen, c Perisperm, d Endosperm. 300 : 1. (Nach F. Saccardo.)

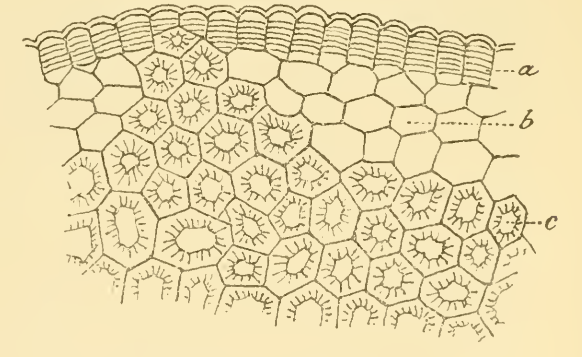


Fig. 223. *Sparganium ramosum.* Teil eines Querschnittes durch die Fruchtwand.

a Peridermartiger Mantel des Epikarps, b Mesokarp, c Steinzellenschicht des Endokarps. 300 : 1. (Nach F. Saccardo.)

dünnwandigen Zellpartien schrumpfen allmählich bis zum Unkenntlichwerden ihrer Struktur zusammen.

Da an der Seite des Samendeckels das Endosperm völlig verdrängt wird, so liegt hier der Keim mit seinem Wurzelende dem Deckel unmittelbar an. Die Streckung des Wurzelendes muss daher beim Keimen zunächst den Deckel heben und ein Hervortreten des Keimlings aus der sonst ringsgeschlossenen Steinschale der Frucht ermöglichen. Nach Hegelmaier ist der Keimungsvorgang trotzdem langsam und schwierig.

Den histologischen Aufbau des fertigen Samens hat Dietz (13 S. 52—54) genauer untersucht. Wie bei *Typha*, ist auch hier ein Perisperm (Fig. 222 bei c) vorhanden, das allseitig das Endosperm umgibt und meist mehrere Zellschichten (bis 7) stark ist. Das 5—8 schichtige Endosperm (Fig. 222 bei d) füllt den grössten Teil des Samens aus; seine inneren Zellen sind in radialer Richtung gestreckt, die äusseren isodiametrisch und zartwandig. Der Inhalt der Endospermzellen besteht aus dichtgedrängten Stärkemehlkörnern und Kristalloid-

gruppen[1]) von Aleuron; letztere kommen spärlich auch im Perisperm vor. Die den Samen umgebende, dünnhäutige Testa (Fig. 222 bei a und b) besteht in späteren Stadien nur aus vertrockneten, zusammengeschrumpften Zellen ohne ökologische Funktion.

Um so grössere Bedeutung hat in diesem Fall der Bau der Fruchtwand (Fig. 223), die sich aus drei deutlich gesonderten Partieen: dem Epi-, Meso- und Endokarp, zusammensetzt. Ersteres (a) besteht aus der Epidermis und einigen unter ihr gelegenen Zellenschichten mit verdickten Zellwänden. F. Saccardo (49) gibt für die Aussenschicht der älteren Fruchtwand das Auftreten einer Art von Periderm (Fig. 223 bei a) an, das aus radialen Reihen tafelförmiger Korkzellen bestehen und sich erst sekundär bilden soll. Es ist leicht einzusehen, welchen ökologischen Vorteil ein solcher Korkmantel für die Frucht haben muss. Als zweite Hauptschicht folgt das dünnwandige Parenchym des Mesokarps (b), das aus grösseren in die Länge gestreckten Sekretzellen (Schleimzellen?) nebst kleineren Gewebselementen besteht und auch Zellen mit Raphiden und Kristalldrusen enthält (Dietz). Bei der Reife trocknen und schrumpfen diese Zellen mehr oder weniger ein, so dass hier die Fruchtwand ein schwammiges, von Luftlücken durchzogenes Gefüge annimmt. Die Innenschicht (Endokarp) wird von stark verdickten, im Querschnitt rundlichen oder eckigen Steinzellen (Fig. 223 bei c) gebildet, die sich nach aussen scharf gegen das luftführende Mesokarp absetzen und nach innen zu gegen die Samenschale durch eine Schicht auffallend kleiner Sklerenchymzellen abgegrenzt werden. Löst man die weichere Epikarp- und Mesokarpschicht von dem darunter befindlichen, harten Steinkern ab, so fallen an dem unteren gewölbten Teil des letzteren eine Anzahl (5—8) mehr oder weniger vorspringender Rippen auf, die den Gefässbündeln der Frucht entsprechen und im Querschnitt als Vorsprünge der Steinzellenschicht erscheinen. Häufig kommen Früchte vor, in denen — entsprechend der Anlage von 2 Karpellen — auch 2 Steinzellenschichten nebeneinander zur Ausbildung gelangen. Nach der Spitze der Frucht zu geht die Steinschale in einen röhrenförmigen, durchbohrten Teil, den früheren Griffelansatz über, der von einem lockeren, weichen Gewebe erfüllt ist.

Das Heranreifen der anfangs grünen und saftreichen Frucht erfordert (bei *S. ramosum*) eine Zeit von 3—6 Wochen; doch verzögert sich die Reife bei manchen spätblühenden Formen wie *S. neglectum oocarpum* nach Ascherson (Synops. I. S. 282) bis in den Spätherbst. Bei der Reife bilden die Fruchtstände mehr oder weniger stachlige Kugeln von 2 cm (oder mehr) Durchmesser, die der Pflanze den Namen Igelskopf verschafft haben. Die Stacheln mögen bei der Verankerung der Früchte im Schlammboden eine Rolle spielen.

Die Einzelfrüchte, die bei der Reife strohgelb, hell- oder dunkelbraun, bisweilen auch graubläulich erscheinen, erreichen (bei *S. ramosum* s. Fig. 224) eine Länge von 5—10 mm bei 3—6 mm Dicke; sie haben bei der Unterart *polyëdrum* (Fig. 225 A a und b) die Gestalt zweier mit der Basis aufeinanderstehenden Kegel, von denen der untere, längere durch Druck gegen die Nachbarfrüchtchen eine 6—8kantige Form angenommen hat; der obere freie Teil ist mehr oder weniger gewölbt und geht in der Mitte in den schnabelförmigen, spitzen Griffelrest über. Bei der Unterart *neglectum* (Fig. 225 B, a und b) sind dagegen die Früchte schlank, unterwärts verkehrt-kegelförmig, wenig gegeneinander abgeplattet, oberwärts allmählich in den Griffelrest verschmälert. Bei den anderen Arten zeigen die Einzelfrüchte eine mehr spindelförmige oder (bei *S. minimum*) eiförmige, ziemlich kurz zugespitzte Gestalt.

---

[1]) Die Proteïnkristalloide von *Sparganium* sind von A. F. W. Schimper (52), J. H. Wakker (66) und Th. Peters (45) untersucht worden.

Zuletzt lösen sich bei fortschreitender Verwitterung die Einzelfrüchtchen vom Fruchtboden unter Hinterlassung winziger Grübchen los und nehmen dabei auch in der Regel die an ihren Kanten stehenden, vertrockneten Reste (Fig. 224 bei p) der Perigonblätter und der Blütentragblättchen mit sich fort.

Für die Aussäung der *Sparganium*-Früchte ist ihr Verhalten im Wasser von Bedeutung. Wie Ravn (155) angibt, haben sie wegen ihres Luftgehalts ein spezifisches Gewicht unter 1 und sind daher durch ein Schwimmvermögen von längerer Zeitdauer ausgezeichnet, das zugleich ihre Verbreitung durch Wasserströmungen begünstigt. Raunkiär hebt ausserdem als eine mit der Aussäung in Zusammenhang stehende Einrichtung die dickwandige Aussenschicht der Fruchtschale hervor, die das darunter liegende, luftführende „Schwimmgewebe" längere Zeit hindurch vor dem Eindringen des Wassers schützen muss. Schliess-

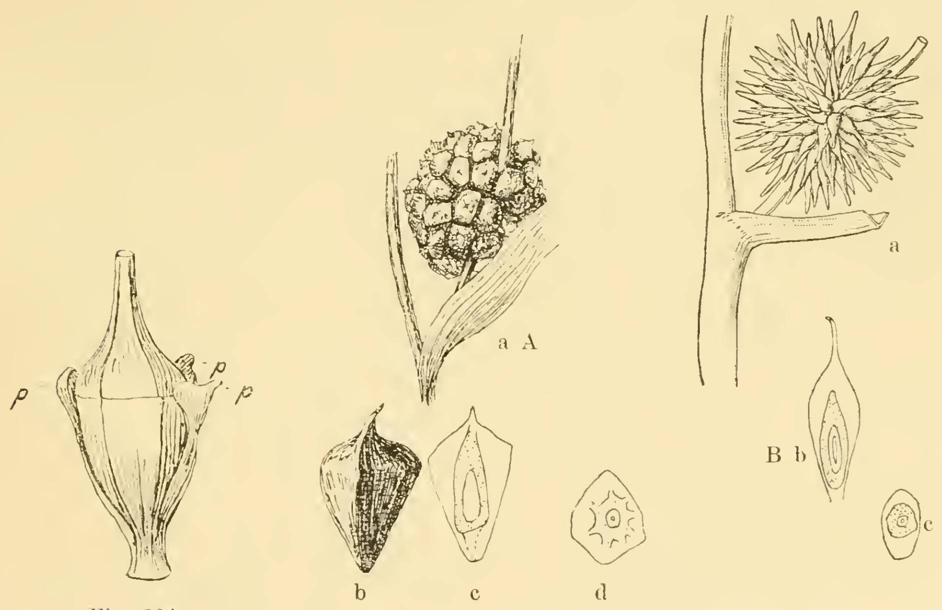


Fig. 224. *Sparganium ramosum.* Reife Frucht mit anhaftenden Perigonblättern pp. 6 : 1. (Orig. K.)

Fig. 225. *Sparganium ramosum.* Fruchtstände und Früchte der beiden Unterarten. A S. polyedrum, a Fruchtstand 1 : 1; b Frucht 2 : 1; c Frucht längs durchschnitten 2 : 1; d Frucht quer durchschnitten 2 : 1; B S. neglectum, a Fruchtstand 1 : 1; b Frucht längs durchschnitten 2 : 1; c Frucht quer durchschnitten 2 : 1. (A und B b, c nach Graebner, B a nach Raunkiär.)

lich saugen sich die luftführenden Zellen des Mesokarps aber doch voll Wasser und die Früchte sinken unter, um nach längerer Ruhezeit in der bereits beschriebenen Weise den Keimling hervortreten zu lassen.

Für die hydrochore Verbreitung sind offenbar diejenigen *Sparganium*-Arten am besten ausgerüstet, bei denen sich die Luftlücken am stärksten entwickeln und deren Schwimmvermögen am grössten ist. Sicherlich ist es daher kein Zufall, dass die verschiedenen Unterarten und Formen von *S. ramosum* sich vorzugsweise durch die schwächere oder stärkere Ausbildung der Luftlücken in ihren Früchten unterscheiden. Ascherson und Graebner (a. a. O. S. 280—284) geben in dieser Beziehung folgende Merkmale[1]) an:

[1] Es zeigt sich an diesem Beispiel recht deutlich, welchen Nutzen eine gründliche, systematische Unterscheidung und Gliederung nächstverwandter Formenkreise,

1. Unterart: *S. neglectum* Beeby. Steinkern von Schwammparenchym gekrönt, von flachen Längsfurchen durchzogen, in der Regel ohne deutliche Luftgänge in den Rillen (Fig. 225 B c).

Rasse: *microcarpum* Ascherson und Graebner (= *S. ramosum microcarpum* Neuman). Frucht durch Verschrumpfung des grosszelligen Schwammparenchyms unregelmässig kantig. Steinkern nur durch wenige, flache Furchen seicht gewellt.

Rasse: *oocarpum* Čelakovsky. Steinkern stark und tief längsfurchig mit deutlichen Luftgängen in den Rillen.

2. Unterart: *S. polyëdrum* Ascherson und Graebner (= *S. ramosum* Curtis). Steinkern oberwärts bis zum Griffelansatz reichend, von Schwammparenchym ringförmig umgeben, durch zahlreiche, scharf vorspringende Leisten tief gefurcht, in den Rillen zwischen dem Steinkern und dem äusseren Schwammgewebe deutliche, rundliche Luftgänge (Fig. 225 A d).

Hiernach ist die Unterart *polyëdrum* mit ihren stärker entwickelten Luftgängen entschieden weiter in der hydrochoren Ausrüstung der Fruchtschale vorgeschritten als *S. neglectum*, doch bildet die Rasse *oocarpum*, die letzterer Unterart angehört, einen deutlichen Übergang zwischen den beiden Extremen.

Ob ähnliche Abstufungen in der Schwimmausrüstung der Früchte auch bei anderen *Sparganium*-Arten vorkommen — was nicht unwahrscheinlich ist — bedarf weiterer Feststellung. Ebenso fehlen uns Daten darüber, ob die Früchte von *Sparganium* auch auf zoochorem Wege mittelst der Exkremente von Tieren verbreitet werden können, wie dies nach einer Notiz von Guppy[1]) zu vermuten ist.

II. Reihe. **Helobiae.**

6. Familie. **Potamogetonaceae.**

(Bearbeitet von P. Graebner und M. Flahault.)

Wichtigste spezielle Literatur.[2])

1. Agardh, J. G. Rotknöler hos Potamogeton pectinatus. Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. Niende Årgången. 1852, (Stockholm 1853). S. 29—31.
2. Almqvist, S. Strödda iagttagelser. Bot. Notiser. 1879. S. 104—112.
3. — — Om gruppen Ligulatae Fr. af sl. Potamogeton. Bot. Notiser. 1889. S. 62.
4. — — Om gruppindelning och hybrider inom slägtet Potamogeton. Bot. Notiser. 1889. S. 63.
5. — — Om en egendomlig form af Potamogeton filiformis. Bot. Notiser. 1889. S. 70.
6. — — Potamogetonaceae in Hartman. Handb. i. Skandinaviens Flora 12. Uppl. 1899. S. 42—59.
7. Anderson, Sigrid. Über die Entwicklung der primären Gefässbündelstränge der Monokotylen. Bot. Centralbl. Bd. 38. 1889. S. 586, 618.
8. Areschoug, Fr. W. Chr. Bidrag till Groddknopparnes Morfologi och Biologi. Lund 1857.

wie sie in der Synopsis von Ascherson und Graebner vorliegt, auch für die ökologische Forschung hat.

[1]) Water-plants and their ways. Their dispersal and its observation. Science Gossip. New Ser. Vol. I. 1894 S. 145—147 (zit. nach Raunkiär).

[2]) Vergl. die allgemeine ökologische Literatur S. 24 ff., im folgenden Text mit fetten Ziffern zitiert.

9. Areschoug, Fr. W. Chr. Jemförande undersökningar öfver bladets Anatomi. Lund 1878.
10. — — Om klimatets inflytande på växternas organisation. Förhandl. vid de skand. Naturforskarnes tolfte möte i Stockholm. 1880. S. 75—89.
11. Ascherson, P. Flora der Provinz Brandenburg etc. Berlin 1864.
12. — — Vorarbeiten zu einer Übersicht der phanerogamen Meergewächse. Linnaea. Bd. 35. 1867—68. S. 152.
13. — — Potamogetonaceae in Boissier Flor. Orientalis. Bd. 5. S. 14. (1884). — Petermanns Geogr. Mitt. 1871. 241 S. 2 Karten.
14. Ascherson, P. u. Graebner, P. Flora des Nordostdeutschen Flachlandes. Berlin 1898—99.
15. — — Potamogetonaceae. Synopsis der mitteleurop. Flora. Bd. 1. 1897. S. 294—336.
16. Baagoe. Potamagetonaceae. Vidensk. medd. Naturh. foren. 1893. S. 179 ff.
17. Baillon, H. E. Histoire des plantes. Bd. 12. S. 99—126.
18. Baranetzky, J. Die tägliche Periodicität im Längenwachstum der Stengel. Mém. de l'acad. des sc. de St. Petersbourg. Sér. 7. 1879. S. 20.
19. Bennett, A. Potamogeton. Ber. Schw. Bot. Ges. Bd. 6. S. 93 ff.
20. — — Notes on pondweeds (bezw. Notes on Potamogetons). Journ. of Botany. Bd. 18. 1880. Bd. 29. 1883. Bd. 23. 1885. Bd. 25. 1887. Bd. 27. 1889. Bd. 42. 1904.
21. Berchtold. In Fieber, Die Potamogeta Böhmens. 1838.
22. Bornet, Ed. Recherches sur le Phucagrostis major. Ann. des sc. nat. Sér. 5. Bot. Bd. 1. 1864.
23. Braun, A. Sitzungsb. d. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin 1864.
24. Buchenau, Fr. Eine Beobachtung an Potamogeton mucronata Schrad. Verhandl. des bot. Vereins d. Prov. Brandenburg. Bd. 3. 1864. S. 213—215.
25. Caspary, R. Potamogeton crispa + praelonga. Bericht über die fünfzehnte Versammlung des preussischen bot. Vereins zu Königsberg i. P. am 2. Okt. 1876.
26. Cavolini, F. Zosterae oceanicae Linaei ανθησις. 1792.
27. Chamisso, A. et Schlechtendal, D. De plantis in expeditione speculatoria Romanzoffiana observatis. Linnaea 1827. Potamogeton: S. 157—233. Taf. 4—6.
28. Clavaud, A. Sur le véritable mode de fécondation du Zostera marina. Actes de la soc. Linn. de Bordeaux. Bd. 32. 1878. S. 109—115.
29. Clos, D. Mode de propagation particulier au Potamogeton crispus L. Bull. Soc. Bot. France. Bd. 3. 1856. S. 350.
30. Cosson, E. Note sur la stipule et la préfeuille dans le genre Potamogeton. et quelques considérations sur ces organes dans les autres Monocotylées. Bull. Soc. Bot. France. Bd. 7. 1860. S. 715—720.
31. Costantin, J. Études sur les feuilles de plantes aquatiques. Ann. des sc. nat. Sér. 7. Bot. Bd. 3. 1886. S. 94—162.
32. Cöster, B. F. Om Potamogeton crispus L. och dess groddknoppar. Bot. Notiser. 1875. S. 97.
33. Crépin, F. Notes sur quelques pl. rares et crit. de la Belgique. fasc. 4. 1864.
34. De Bary, A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.
35. Duchartre, P. Quelques observations sur les caractères anatomiques des Zostera et Cymodocea. à propos d'une plante trouvée près de Montpellier. Bull. Soc. Bot. France. Bd. 19. 1872. S. 289—302.
36. — — Sur le Zostera marina. Bull. Soc. Bot. France. Bd. 20. 1873. S. 161.
37. Dudley, W. R. The genus Phyllospadix. The Wilder Quarter Cent. Book. 1893. S. 403—420. 2 Taf.
38. Duval-Jouve, J. Particularités des Zostera marina L. et nana Roth. Bull. Soc. Bot. France. Bd. 20. 1873. S. 81—88.

39. Duval-Jouve, J. Diaphragmes vasculifères des Monocotylédones aquatiques. Mém. Acad. d. sc. et lettres Montpellier. Bd. 8. 1873. S. 157—176.
40. Duvernoy, G. Untersuchungen über Keimung, Bau und Wachstum der Monokotyledonen. Mit 2 Tafeln. Stuttgart 1834.
41. Döll, J. Ch. Rheinische Flora. 1843.
42. — — Flora des Grossherzogtums Baden. I. 1857.
43. Eichler, A. W. Blütendiagramme. I. 1875.
44. Elfving, F. Über einige horizontal wachsende Rhizome. Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg. Bd. 2. (Heft 3. 1880.) S. 489—494.
45. Endlicher, S. Genera plantarum. 1836—1840. S. 229. Suppl. I, S. 1368.
46. Engler, A. Notiz über die Befruchtung von Zostera marina und das Wachstum derselben. Bot. Zeit. 1879. S. 654.
47. — — Araceae in: A. et C. de Candolle. Monographiae phanerogamarum prodromi nunc continuatio, nunc revisio. Bd. 2. 1879.
48. — — Die systematische Anordnung der monokotylen Angiospermen. Abh. Kgl. preuss. Akad. Wissensch. 1892. S. 12, 13.
49. Falkenberg, P. Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen. Stuttgart 1876.
50. Fieber, E. Die Potamogeta Böhmens. Prag 1838.
51. Fleischer. E. Beiträge zur Embryologie der Monokotylen und Dikotylen. Flora. 1874. S. 369, 385, 401, 417, 433.
52. Frank, A. B. Über die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetabilischen Schleime. Pringsh. Jahrb. Bd. 5. 1866—67. S. 161—200. Taf. XV—XVI.
53. Fries, E. Potamogetonaceae. Novit. Fl. Suec. ed. 2. 1828. S. 33.
54. Fritsch, C. Potamogeton juncifolius Kern. Verhandl. d. k. k. zoolog.-bot. Gesellschaft. Wien. Bd. 45. 1895.
55. Fryer, A. Potamogeton Bennettii. Journ. of Bot. Bd. 33. 1895. S. 1.
56. — — On leaf-bearing stipules in Potamogeton. Journ. of Bot. Bd. 26. 1888. S. 57—58.
57. — — Potamogeton fluitans Roth. A. a. O. S. 273—278.
58. — — Potamogeton decipiens Nolte. A. a. O. S. 137—139.
59. — — Supposed hybridity in Potamogeton. A. a. O. Bd. 28. 1890. S. 173—179.
60. — — Potamogeton crispus L. A. a. O. Bd. 28. 1890. S. 225.
61. — — On a new British Potamogeton of the nitens group. A. a. O. Bd. 29. 1891. S. 289—292.
62. — — Potamogeton polygonifolius v. pseudo-fluitans. A. a. O. Bd. 32. 1894. S. 97—100.
63. Gay, J. Note sur les caractères essentielles de Potamogeton trichoides Cham. Bull. Soc. Bot. France. Bd. 1. 1854. S. 46.
64. — — Observations sur le travail de M. Grenier relatif au Posidonia Caulini. Bull. Soc. Bot. France. t. 7. 1860. S. 453—456.
65. Germain de St. Pierre. Sur la germination et le mode de développement du Posidonia Caulini. Bull. Soc. Bot. France. t. 4. 1857. S. 575—577.
66. Glück, H. Die Stipulargebilde der Monokotyledonen. Verh. Naturhist. med. Ver. Heidelberg. Bd. 7. 1901. S. 1—96. 5 Tafeln.
67. Graebner, P. Studien über die Norddeutsche Heide. Engl. Bot. Jahrb. Bd. 20. 1895. S. 500—654. t. IX, X.
68. — — Die Heide Norddeutschlands und die sich anschliessenden Formationen in biologischer Betrachtung. Leipzig 1901.
69. — — mit O. v. Bentheim. Handbuch der Heidekultur. Leipzig 1904.
70. — — Botanischer Führer durch Norddeutschland. Berlin 1903.
71. Grenier, Ch. Recherches sur le Posidonia Caulini. Bull. Soc. bot. France. Bd. 7. 1860. S. 362 ff.
72. — — et Godron, D. A. Flore de France. t. 3. 1856.
73. Grönland, J. Beitrag zur Kenntnis der Zostera marina L. Bot. Zeit. 1851. S. 185.

74. Grönlund, C. Om Bladribberne hos monokotyledone Planter, navnlig hos indenlandske Arter. Botanisk Tidsskrift. Bd. 1. 1866. S. 167—189. 2 Taf.
75. Guppy, H. B. Water-plants and their ways. Their dispersal and its observation. Science-Gossip. New ser. Bd. 1. 1894. S. 145—147.
76. Hanstein, J. Die Entwicklung des Keims der Monokotyledonen und Dikotyledonen. Botan. Abh. aus dem Gebiete der Morphologie und Physiologie. Bd. 1. 1871. S. 1—112.
77. Hartmann, C. J., och C. Handbok i Skandinaviens Flora. Tolfte Upplagan. Utgiven af Th. O. B. N. Krok.
78. Hegelmaier, F. Über die Entwicklung der Blütenteile von Potamogeton. Bot. Zeit. 1870. S. 281, 297, 313.
79. — — Zur Entwicklungsgeschichte monokotyledoner Keime nebst Bemerkungen über die Bildung der Samendeckel. Bot. Zeit. 1874. S. 631.
80. Hegler, R. Über den Einfluss des mechanischen Zugs auf das Wachstum der Pflanze. Cohns Beiträge z. Biol. d. Pflanzen. Bd. 6. 1893. S. 383—432.
81. Heiberg, P. Morphologisk Beskrivelse of Eleocharis palustris. Bot. Tidsskr. Bd. 2. S. 157—225.
82. Hieronymus, G. Einige Bemerkungen über die Blüte von *Euphorbia* und zur Deutung sogenannter axiler Antheren. Bot. Zeitung. 1872. S. 169, 185, 201.
83. Hildebrand, F. Einige Beobachtungen aus dem Gebiete der Pflanzen-Anatomie. Bonn 1861.
84. Hochreutiner, G. Études sur les phanérogames aquatiques du Rhône et du port de Genève. Rev. gen. Botan. Bd. 8. 1886. S. 90—110, 158—167, 188—200, 249—265.
85. Hofmeister, W. Zur Entwicklungsgeschichte der Zostera. Bot. Zeit. 1852. S. 121.
86. — — Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Pringsheims Jahrb. Bd. 1. 1858. S. 82—188.
87. Irmisch, Th. Über die Inflorescenzen der deutschen Potameen. Flora. 1851.
88. — — Über einige Arten aus der natürlichen Pflanzenfamilie der Potameen. Berlin 1858.
89. — — Über das Vorkommen von schuppen- und haarförmigen Gebilden innerhalb der Blattscheiden bei monokotylischen Gewächsen. Bot. Zeit. 1858. S. 177—179.
90. — — Zur Naturgeschichte des Potamogeton densus. Flora. 1859. S. 129 ff.
91. — — Bemerkungen über einige Wassergewächse. Bot. Zeit. 1859. S. 353—356.
92. — — Bemerkungen über die Keimpflanzen einiger Potamogeton-Arten. Zeit. f. ges. Naturw. Bd. 58. 1878. S. 203—212.
93. Jensen, Hj. Zostera's Spiring. Bot. Tidsskritt. Bd. 17. 1888—90. S. 162—167.
94. Karsten, H. Die Vegetationsorgane der Palmen. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Physiologie. Abhandl. der Berl. Akad. der Wiss. 1847.
95. — — Gesammelte Beiträge zur Anat. u. Physiol. d. Pflanzen. Bd. 1. Berlin 1865. S. 353—357.
96. Karsten, G. Über die Entwicklung der Schwimmblätter bei einigen Wasserpflanzen. Bot. Zeit. 1888. S. 565—578, 571—589.
97. Kirschleger. Etwas über flutende Pflanzen (Plantae fluitantes) und sonstige Notizen in bezug auf die rheinische Flora. Flora. 1856. S. 529—536.
98. Klinge, J. Über den Einfluss der mittleren Windrichtung auf das Verwachsen der Gewässer nebst Betrachtung anderer von der Windrichtung abhängiger Vegetations-Erscheinungen im Ostbalticum. Englers Jahrb. Bd. 11. 1889—90. S. 264—313.
99. Koch, W. D. J. Potamogetonaceae in Synops. Fl. Germ. ed. 2. 1844. S. 775.
100. Kunth, C. S. Enumeratio plantarum omnium hucusque cognitarum secundum familias naturales disposita. vol. 3. 1841.
101. Lange, J. Haandbog i den danske Flora. 4de Udg. 1886—88.

102. Lanessan. J. L. de. Assoc. France. Nantes 1875.
103. Linné, C. Systema vegetabilium etc. Ed. nova, curant. Roemer et Schultes. Bd. 3. 1818.
104. Lorenz, J. R. Allgemeine Resultate aus der pflanzengeographischen und genetischen Untersuchung der Moore im präalpinen Hügellande Salzburgs. Flora 1858. S. 209, 241, 273, 289, 345, 361.
105. Ludwig. F. Zur Biologie der phanerogamischen Süsswasserflora. In: Zacharias, O.. Die Tier- und Pflanzenwelt des Süsswassers. Bd. 1. 1891. S. 65—134.
106. Lundström. A. N. Om färglösa olje plastider och olje dropparnes biologiska betydelse hos vissa Potamogeton-arter. Bot. Notis. 1888. S. 65—70. Deutsch: Über farblose Oelplastiden und die biologische Bedeutung der Oeltropfen gewisser Potamogeton-Arten. Bot. Centralbl. Bd. 35. 1888. S. 177—181.
107. Magnus, P. Über die Anatomie der Meeresphanerogamen. Sitzungsb. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin 1870. S. 85—90.
108. Maout et Decaisne. Traité général de botanique descriptive et analytique Paris 1868.
109. Mer, É. Des causes qui modifient la structure de certaines plantes aquatiques végétant dans l'eau. Bull. Soc. bot. France. Bd. 27. 1880. S. 194—200.
110. — — De quelques nouveaux exemples relatifs à l'influence de l'hérédité et du milieu sur la forme et la structure des plantes. A. a. O. Bd. 29. 1882. S. 81—87.
111. — — De la végétation à l'air des plantes aquatiques. Compt. rend. Bd. 94. 1882. S. 175.
112. Mertens und Koch. Röhlings Deutschlands Flora. Bd. 1. 1827. S. 837 ff.
113. Mirbel, C. F. Brisseau-, Examen de la division des végétaux en endorhizes et exorhizes. Ann. du Museum. Bd. 16. 1810. S. 419—458.
114. Morong, Th. The Najadaceae of North America. Mem. of the Torr. Bot. Club. Bd. 3. 1893.
115. Nolte. E. F. Novitiae florae Holsaticae. 1826.
116. Opiz, M. Ph. Potamogeton in Böheims Gewächse. Prag 1823.
117. Oudemans, C. Zostera in: Fl. van Nederland. Bd. 3. 1862. S. 299.
118. Petersen. O. G. Bemærkninger om den anatomiske bygning af rod og rodstok hos nogle Monocotyledoner. Bot. Tidsskrift. Bd. 7. 1873—1874. S. 210=211.
119. Piccone, A. I pesci fitofagi e la disseminazione delle alghe. Nuov. Giorn. Bot. Ital. Bd. 17. 1885. S. 150—158.
120. — — Ulteriori osservazioni intorno agli animali fitofagi ed alla disseminazione delle alghe. A. a. O. Bd. 19. 1887. S. 1—29.
121. Pringsheim. N. Über die Entstehung der Kalkincrustationen an Süsswasserpflanzen. Pringsheims Jahrb. Bd. 19. 1888. S. 138—154.
122. Reichenbach, L. Icones florae germanicae et helveticae. Bd. 7. 1846.
123. Richard, L. C. Analogies botaniques des embryons endorhizes du monocotylédonés. Ann. du Muséum. Bd. 17. 1811. S. 223—251. 442—487. Taf. 5—9. (Nr. 1—5).
124. Rimbach, A. Zur Biologie der Pflanzen mit unterirdischem Spross. Ber. der Deutsch. bot. Ges. Bd. 13. 1895. S. 141—155.
125. Röper, Joh. Zur Flora Mecklenburgs. Zweiter Teil. Rostock 1844.
126. Rosenberg, O. Über die Pollenbildung von Zostera. — Über die Embryologie von Zostera marina L. — Meddel. fr. Stockholms högskolas bot. institut. 1901
127. Rosenvinge. L.. Kolderup. Om Zostera og Sandormen. Bot. Tidsskrift. Bd. 18. 1894. S. 8.
128. Roze, E. Le mode de fécondation du Zannichellia palustris L. Journal de Botanique. Bd. 1. 1887. S. 296—299.
129. — — Recherches sur les Ruppia. Bull. Soc. Bot. France. Bd. 41. 1894. S. 466—480.
130. Ruprecht, F. Phyllospadix. Mem. Acad. St. Petersburg. 6. Sér. B. 9.

131. Russow, E. Betrachtungen über das Leitbündel- und Grundgewebe. Dorpat 1875.
132. Sachs, J. Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. Leipzig 1882.
133. Sanio, C. Einige Bemerkungen in Betreff meiner über Gefässbildung geäusserten Ansicht. Bot. Zeitschr. 1865.
134. Sauvageau, J. Contribution à l'étude du système mécanique dans la racine des plantes aquatiques. Journ. de Bot. Bd. 3. 1889. S. 61—72. 169—181.
135. — — Sur la tige des Zostera. Journ. de Bot. Bd. 5. 1891. S. 33—45. 59—68.
136. — — Sur les feuilles de quelques Monocotylédones aquatiques. Ann. des sc. nat. Bot. Sér. 7. Bd. 13. 1891. S. 103—296.
137. — — Notes biologiques sur les Potamogeton. Journ. de Bot. Bd. 8. 1894. S. 1 ff.
138. — — Journ. de Botanique. Bd. 4. 1890. S. 41. 67. 117. 120. 173. 181. 221. 237. 321. Bd. 5. 1891. S. 206. 225.
139. — — Annales des sciences nat. 7. Sér. Bd. 13. Bot. 1891. S. 103—297.
140. — — Assoc. franç. Congr. de Marseille 1891. Bd. 2. S. 472—477.
141. — — Zostera. Comptes rend. Acad. Paris. Bd. 111. 1890. S. 312.
142. — — Posidonia. Journ. de Bot. Bd. 7. 1893. S. 95.
143. Scheifers, B. Anatomie der Laubsprosse von Potamogeton. Inaug.-Diss. Bonn 1877.
144. Schenck, H. Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibliotheca Botanica. Heft 1. Kassel 1886.
145. Schenk, A. in Zittels Handbuch der Palaeontologie. Bd. 2. S. 379.
146. Schilling, A. U. Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen. Flora. 1894. S. 280—360.
147. Schleiden, J. M. Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. Erste Auflage. Teil 2. 1843.
148. Scholz, M. Über den Einfluss von Dehnung auf das Längenwachstum der Pflanzen. Cohns Beiträge z. Biologie der Pflanzen. Bd. 4. 1887. S. 323—364.
149. Schumann, K. Morphologische Studien. Heft 1. Leipzig 1892.
150. Schwendener, S. Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen. Leipzig 1874.
151. Staes, G. De Waterplanten. Bot. Jaarbœk. Bd. 1. 1889. S. 167—186.
152. Strasburger, E. Das botanische Practicum. 1884.
153. Tepper, O. Observations on the propagation of Cymodocea antarctica. Royal soc. South-Austr. 1880. 1881.
154. Tyler, A. The Nature and the Origine of Stipules. Annals of the New York Acad. of Sciences. Bd. 10. 1897. 49 S, t. 1—3.
155. Treviranus, L. C. Vermischte Bemerkungen. I. Hybernacula des Potamogeton crispus. Bot. Zeitschr. Bd. 15. 1857. S. 697. t. XI.
156. Van Tieghem, Ph. Recherches sur la symmétrie de structure des plantes vasculaires. Ann. des sc. nat. Bot. Sér. 5. Bd. 13. 1870—71. S. 5—314.
157. Ventenat, E. P. Tableau du règne végétal selon la méthode de Jussieu. An VII (1799). S. 80.
158. Viviand-Morel. Déformation rubanée observée sur le Potamogeton lucens. Ann. de la soc. bot. de Lyon. Bd. 7. 1878—1879. Compt. rend. des séances. S. 283.
159. Volkens, G. Zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. Jahrb. bot. Gartens zu Berlin. Bd. 3. 1884. S. 1—46.
160. Vuyck, L. Revisie van het geslacht Potamogeton. Nederlandsch kruidkundig Archief. 6. Deel. 4 Stuk. 1895. S. 629—698.
161. Walker, J. H. Viviparie by grassen. Nederl. Kruidk. Arch. 2. Sér. 5. Deel. 1891. S. 682—686.
162. Warming, Eug. Forgreningen hos Pontederiaceae og Zostera. Vidensk. Meddel. f. d. naturh. Forening i Kjobenhavn. 1871. S. 342—346.
163. — — Den almindelige Botanik. Anden Udgave. 1886.

164. Wedell. Posidonia. Actes Congr. bot. Amsterdam. 1877. S. 58.
165. Weinrowsky, P. Untersuchungen über die Scheitelöffnungen bei Wasserpflanzen. Fünfstücks Beitr. z. wissensch Botanik. 1899. S. 205.
166. Wille, N. Om Kimens Udviklingshistorie hos Ruppia rostellata og Zannichellia palustris. Vidensk. Meddel. f. den naturh. Forening i Kjøbenhavn. 1882. S. 1—12.
167. Zacharias, O. Die Tier- und Pflanzenwelt des Süsswassers. 1891.
168. Zeiske, M. Die Pflanzenformationen in Hessen und Nassau. Bd. 7. 28. 1. 302.

1. Gattung. **Potamogeton L., Laichkraut.**

(Bearbeitet von P. Graebner).

Die *Potamogeton*-Arten sind sämtlich ausdauernde Kräuter (vgl. indessen *P. densus*), die in ökologischer Beziehung viel übereinstimmendes besitzen, wegen ihres fast ausschliesslichen Vorkommens im Wasser und ihrer Anpassung an die wechselnden Verhältnisse desselben.

Die Grundachse stellt bei allen hierher gehörigen Arten ein Sympodium dar, welches dadurch zu stande kommt, dass nach je 2 (bis weniger) Stengelgliedern der Stengel sich aus der Erde in die Höhe richtet und das Rhizom durch eine oder einige Seitenknospen fortgesetzt wird (vgl. unten S. 405). Diese Sprosssysteme können bei einigen Arten eine grosse Länge erreichen und dienen oft sehr wesentlich zur Befestigung des vegetationsfreien Wassergrundes. Ökologisch erscheint diese Besiedelung des hin und her bewegten lockren Grundes durch die *Potamogeten* besonders bedeutungsvoll, denn sie spielen dadurch eine Hauptrolle in der Entstehungsgeschichte der unter Wasser lebenden Pflanzenvereine ebenso wie bei der Verlandung der Gewässer. Die meist mechanisch ganz ausserordentlich schwach gebauten Grundachsen schieben sich vom Standorte der Pflanzen allmählich in den lockeren Schlamm, bei anderen Arten in den losen Sandboden des Gewässers vor; können sie dort ungestört weiterwachsen, so beginnt sehr bald durch die einsetzende seitliche Verzweigung mehrerer neben einander wachsender Sprosse sich ein Netzwerk zu bilden, welches wie eine geflochtene Matte den Boden durchzieht und auch durch die zahlreichen aufspriessenden, ins Wasser hineinragenden Sprosse die Wasserbewegung und damit die Ortsveränderung der einzelnen oberen Bodenpartikelchen hemmt. Wie fest eine solche verflochtene Decke von Rhizomen den Boden hält, zeigen nachträglich starker Wasserspülung ausgesetzte Stellen, an denen in den Maschen des Netzes sich Löcher im Boden bilden, während die grosse Masse des Bodens festgehalten wird; bei Wiedereintritt ruhigen Wassers deckt dann der schwebende Schlamm oder Sand die Rhizome oft wieder ein. Nach Verletzung der Grundachsen durch den Verlust der Spitzen, etwa an stark bewegten Stellen des Wassers, entstehen bei den meisten Arten mehr oder weniger dichte Zweigbüschel durch die Verkürzung der Stengelglieder der seitlichen Ersatzsprossen. Hierdurch kann die Häufung der Triebe so weit gehen, dass sie vollkommen dicht gedrängt stehen und einen Schutzwall gegen das andrängende Wasser bilden, selbst aber durch den kurzen Wuchs wenig Widerstand bieten. Derartige Verhältnisse sind namentlich an den grossen Arten der Gattung, die häufig in der Nähe der Ufer dichte Bestände bilden, oft zu beobachten. Durch die zahlreichen, im bewegten Wasser kurz bleibenden, dicht stehenden Triebe sammelt sich eine beträchtliche Menge von Schlammmaterial an, sodass die Bestände häufig auf einer kleinen Erhöhung zu finden sind. Die Stengel wirken hier ähnlich wie Faschinen und Buhnen.

Während die bisher erwähnten Eigenschaften im wesentlichen den grossen kräftigen Arten der Gattung allein zukommen, spielen auch die zierlichen fein-

blättrigen und dünnstengeligen Arten ökologisch eine wichtige Rolle bei der Befestigung des Wassergrundes; durch ihre zahllosen Verzweigungen, die sich dicht verstricken, vermögen sie grosse Teile des Wassers auszufüllen. Vom Grunde aus wächst die ganze feinverästelte Masse als geschlossenes Ganzes auf. Dadurch wird die Wasserbewegung, wenn sie nicht zu stark ist, dem einzelnen Spross nicht verderblich, von jedem Zweige sind nur die obersten Teile getroffen. und gleich wie der Wind über ein Ährenfeld weht, dort nur Wogen erzeugend. wird der *Potamogeton*-Bestand durch eine Wasserwelle zusammengedrückt, um sich im nächsten Augenblicke wieder auszudehnen. Dies ist der Grund, weshalb so häufig selbst an tieferen Orten nicht nur die grossen, sondern auch die kleineren feinstengeligen *Potamogeton*-Arten das ganze Wasser bis an die Oberfläche durchsetzen und an ruhigen Tagen ihre Blütenstände in die Luft strecken. Jeder grösseren Wellenbewegung passen sie sich mitwogend an, bis die Wellen sich verkleinernd allmählich über dem Pflanzenbestande auslaufen.

Da die Mehrzahl der *Potamogeton*-Arten, wie unten näher auszuführen sein wird, Bewohner der Landseen und Flüsse, also nährstoffreicher Gewässer sind, zeigen sie eine verhältnismässig hohe Stoffproduktion, d. h. einen verhältnismässig grossen Jahreszuwachs, eine starke vegetative Vermehrung. Die Folge ist, dass alljährlich eine grosse Menge absterbenden vegetabilischen Materials von ihnen zu Boden sinkt und sich nun zersetzt. Je nachdem die betreffenden Gewässer kalkreich oder -arm sind, bilden sich aus diesen Resten sehr verschiedenartige charakteristische Erdarten. Ist reichlich Kalk vorhanden gewesen, so schlägt sich an den Blättern der grossen sowie der feinstengeligen *Potamogeten* alljährlich eine dicke Schicht von kohlensaurem Kalk nieder, der allmählich abblätternd oder mit den abgestorbenen Pflanzenteilen zu Boden sinkt. In der sich so bildenden sehr kalkhaltigen humosen Zone, die oft in ausgedehnten Lagen vorkommt, werden die organischen Teile verhältnismässig stark zersetzt, wodurch sie sehr bald ihre Struktur verlieren, und die resultierende Erdart eine verhältnismässig helle Färbung erhält; ausser Fruchtresten führt sie kaum erkennbare Pflanzenteile mehr. Der entstandene Boden ist von ausserordentlicher Feinheit, auffällig leicht und porös, lange nicht so dicht und so hell als der aus *Characeen* sich bildende. Je weniger Kalk in den Gewässern ist, desto dunkler wird die Färbung des Niederschlages am Seegrunde und nicht allzuselten finden sich stark humose Lagen von fast schwarzer Farbe, die beinahe nur *Potamogeton*-Früchte als erkennbare Reste enthalten und so ihren Ursprung absolut sicher verraten. In der Entstehung begriffen sieht man die genannten Erdarten sehr häufig in unseren grossen Seen.[1]) Beim Studium der organischen Reste zugewachsener und verlandeter Seen findet man fast stets eine mehr oder weniger entwickelte *Potamogeton*-Zone.

Die *Potamogeton*-Arten kommen zwar in sehr verschiedenen Tiefen vor, man beobachtet sie sowohl in ganz flachem als in tiefem Wasser. Die Bestände derselben aber, d. h. die Stellen, an denen sie alles beherrschend auftreten, sind fast stets an eine bestimmte Zone gebunden, die natürlich bei der fortschreitenden Verlandung der Gewässer und der abnehmenden Tiefe weiter nach der Mitte des Sees fortschreitet.

Die Tiefe der Zone ist etwas abhängig von der Ruhe bezw. Geschwindigkeit der Wellenbewegung des Wassers und schwankt im wesentlichen zwischen 4 und 8 m. In tieferen Gewässern findet sich häufig nach innen anschliessend eine *Characeen*-Zone, die bis über 8, ja bis 12 m tief herabragt. In gleicher

---

[1]) Vgl. auch Passarge, Siegfr. Die Kalkschlammablagerungen in den Seen von Lychen, Uckermark. Jahrb. preuss. geolog. Landesanstalt u. Bergak. Bd. XXI, 1901 Heft 1, S. 79—152 A 5. (1902).

Tiefe mit *Potamogeton*, öfter auch einen Kranz zum Ufer hin bildend, selten über 6 m tief herabdringend, bildet der schlimmste Feind vieler *Potamogeten*, *Helodea canadensis*, Bestände. In seichterem Wasser, zwischen 3 und 5 m Tiefe, siedeln sich meist die *Nymphaeaceen*, *Nymphaea* und *Nuphar* an, zwischen ihnen leben häufig und gern *Potamogeton pusillus* etc., denen dann gewöhnlich nach der Sumpfmoorflora des Randes zu sich *Ranunculus* und *Batrachium* (**205**. S. 164) anschliessen. Ganz ähnliche Beobachtungen machte auch Magnin (**134**. S. 304. Fig. 68. 69) in den Seen des Jura. Als normales Profil gibt er an: als äusserste Zone das Caricetum auf dem bereits verlandeten Teile, im Wasser selbst zunächst *Phragmites*, welcher bis zu 2. und *Scirpus lacuster*, welcher bis zu 3 m Tiefe vordringt. In einer Wassertiefe von zumeist 3—4 m, aber auch schon in die vorhergehende Zone sich einmischend, tritt meist *Nuphar* auf, dem dann die *Potamogeton*-Zone folgt. Als den Bewohner des flachsten Wassers unter den *Potamogeten* gibt Magnin *P. natans* an, der oft fast bis ans Ufer vorrückt, eine Beobachtung, die man auch bei uns machen kann; die Hauptarten des tieferen Wassers sind *P. perfoliatus*, *P. lucens* und *P. crispus*, die zumeist eine Tiefe von 4—5 m bewohnen (Fig. 226). Ihnen sind meist nur wenige Pflanzen beigemischt: *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum* und auch *Hippuris vulgaris* in einer mehrere Meter langen flutenden Form.

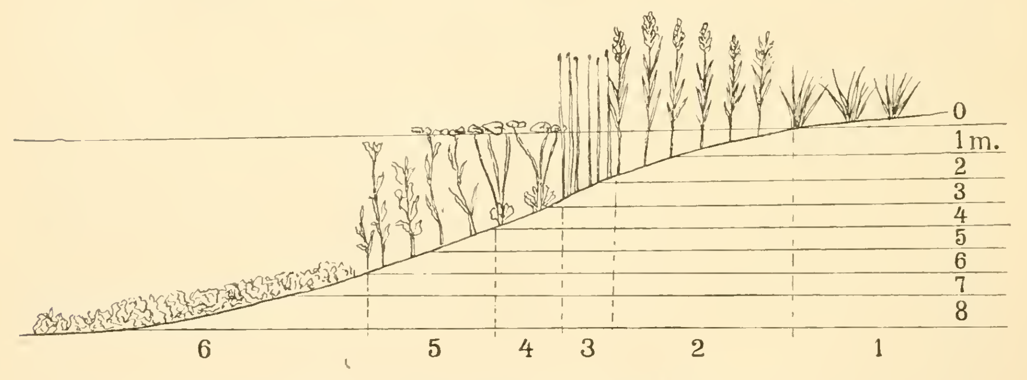


Fig. 226. Verlandungszonen eines Sees.
1 Gramineen- und Cyperaceenzone, 2 Phragmiteszone, 3 Scirpus lacuster, 4 Nymphaeaceen mit Potamogeton pusillus etc., 5 Potamogetonzone, 6 Characeen- und Mooszone. (Zum Teil nach Warming, Magnin.)

In noch tieferem Wasser erreichen die Pflanzen die Wasseroberfläche meist nicht mehr, nur in ganz ruhigem Wasser schreitet *Potamogeton* bis zu 8 m Tiefe vor, macht aber zumeist bereits früher an den Seeboden gebundenen Pflanzenarten wie *Chara*, *Nitella*, *Hypnum*, *Fontinalis* etc. Platz. Der Grund, weshalb die *Potamogeten* und auch die übrigen Blütenpflanzen nicht tiefer (nach Magnin's[1]) Untersuchungen allerhöchstens bis 12 m tief) vorkommen, ist nach den Versuchen von Regnard und Devaux nicht in dem hohen Druck zu suchen, den das Wasser auf die in den Pflanzen eingeschlossenen Gase ausübt. Der Druck bleibt bei unseren Süsswassergewächsen doch noch immer in bescheidenen Grenzen, er steigt bis zu 2 Atmosphären. Der Hauptgrund des Verschwindens ist die starke Absorption des Lichtes, die sich bereits in 2 m Tiefe bemerkbar macht. Zwischen 3 und 5 m findet sich noch eine sehr intensive Vegetation, die aber sehr bald an Dichte abnimmt.

Viele der genannten Arten haben die Eigentümlichkeit, die auch manchen *Potamogeton*-Formen zukommt, dass die in das tiefere Wasser geratenen Überwinte-

[1]) Compt. rend. Bd. 116, 1892. S. 906.

rungsorgane dort keimen, aber nur sterile, meist reich verzweigte Massen erzeugen. Nach Erlangung einer gewissen Grösse reissen die Stengel ab, tauchen an die Oberfläche empor, treiben dort irgendwo in der Nähe des Ufers fest, und leben nun, blühend und fruchtend den Rest des Jahres als nicht festgewurzelte Pflanzen schwimmend, wie wir es normalerweise bei *Utricularia* etc. kennen, oder wenn sie an flaches Ufer getrieben und dort erst festgelegt sind, wurzeln sie dort ein. Dieses Ablösen der Pflanzen von ihren Grundachsen ist in fliessenden Gewässern oft eine der ausgiebigsten Verbreitungsformen; besonders häufig ist sie bei *P. perfoliatus*, *P. lucens*, *P. crispus* und *P. compressus*.

So unempfindlich vielfach viele *Potamogeton* gegen fliessendes oder in regelmässigen Wellen sich bewegendes Wasser sind, so empfindlich erscheinen die meisten (ausser *P. perfoliatus*) unter Umständen gegen unregelmässiges dauerndes Aufrühren des Wassers. In der Umgebung von Berlin hat man vielfach die Beobachtung gemacht, dass die grosse Menge der *Potamogeton* verschwand, wenn eine regelmässige Dampfer- oder Motorbootverbindung geschaffen wurde. Eines der auffallendsten Beispiele bietet der Schlachtensee, der früher für den *Potamogeton*-Sammler ein vorzügliches Feld war. Seit der Einrichtung eines Motorbootverkehrs während des Sommers sind die seltneren, früher in grossen Massen vorhanden gewesenen Arten fast ganz verschwunden und nur noch in einigen ruhigen Buchten mit Mühe zu finden.

Keimung. Ein bei allen *Potamogeton*-Arten, soweit bekannt, in den wesentlichsten Zügen übereinstimmender Vorgang ist die Keimung der Samen. Sie erfolgt in der grössten Mehrzahl der Fälle im Frühjahr, und zwar meist im April und Mai, bei einigen auch noch später. Selbst an frostfreien Orten aufbewahrte Samen keimen, wie bereits Irmisch bemerkt, nicht früher. Der Vorgang ist folgender (6. Monokotylen-Typus von Klebs **101**): Zunächst bemerkt man an beiden Seiten der ja meist etwas flachen Frucht 2 fast parallele, der Rückenseite genäherte Längsspalten auftreten, die sich oberwärts vereinigen und so einen pfriemenförmigen Deckel abspalten lassen. In der Lücke wird der weisse, stark gekrümmte Keimling sichtbar (Fig. 227, 1), der die dünne Samenschale zersprengend und abstreifend, sich schnell gerade streckt. Die Spitze (das Keimblatt) tritt dabei der Lage des Embryons entsprechend, an der oberen Seite der Fruchtschale hervor, die den dicken Teil des Keimlings oft noch lange umgibt. Das ziemlich dicke, reichlich Stärke führende hypokotyle Glied endigt unten in ein schraubenförmiges Gebilde, welches schon in den ersten Stadien der Keimung eine warzig angeschwollene Mitte zeigt, dies ist die erste Anlage der dort entspringenden Hauptwurzel, welche stets einfach bleibt, sich anscheinend nie verzweigt. An der unteren Scheibe entstehen zahlreiche Wurzelfasern. Während im ganz jugendlichen Stadium das Hypokotyl fast unmerklich in das einnervige Keimblatt hornförmig übergeht, tritt sehr bald am Grunde des Kotyledon die vorn gespaltene Scheide deutlich hervor, aus der alsdann nach Verlängerung des ganzen Gebildes und Ergrünen des oberen Teiles das erste dreinervige Laubblatt sich hervorschiebt. Die Hauptwurzel hat sich inzwischen verlängert und mit zahlreichen Wurzelhaaren das junge Pflänzchen verankert (Fig. 227, 3).

Bald nach dem Erscheinen des ersten bereits mit einem Blatthäutchen versehenen Laubblattes erfolgt eine merkliche Verdickung des Scheidengrundes des Keim- und Laubblattes, die durch das beginnende Hervorspriessen der ersten Nebenwurzel an der Grenze zwischen hypokotylem Gliede und Keimblattscheide (Fig. 227, 4 N) sehr deutlich wird. Das Keimblatt trägt in seiner Achsel bereits (2—3) kleine Achselschüppchen. — Von jetzt ab wird die weitere Ausbildung der Keimlinge bei den verschiedenen Arten etwas verschieden und scheint auch bei derselben Art je nach Beschaffenheit des Untergrundes zu wechseln. Meist aus der Achsel des zweiten, mitunter schon aus der des ersten Laubblattes, wie es z. B.

Raunkiär (154 S. 95) für *P. densus* abbildet, tritt als seitliches Organ ein sich etwas nach unten senkender Ausläufer, die erste kriechende Grundachse hervor, die nach einigen schuppenartigen Niederblättern wieder Laubblätter trägt. Je

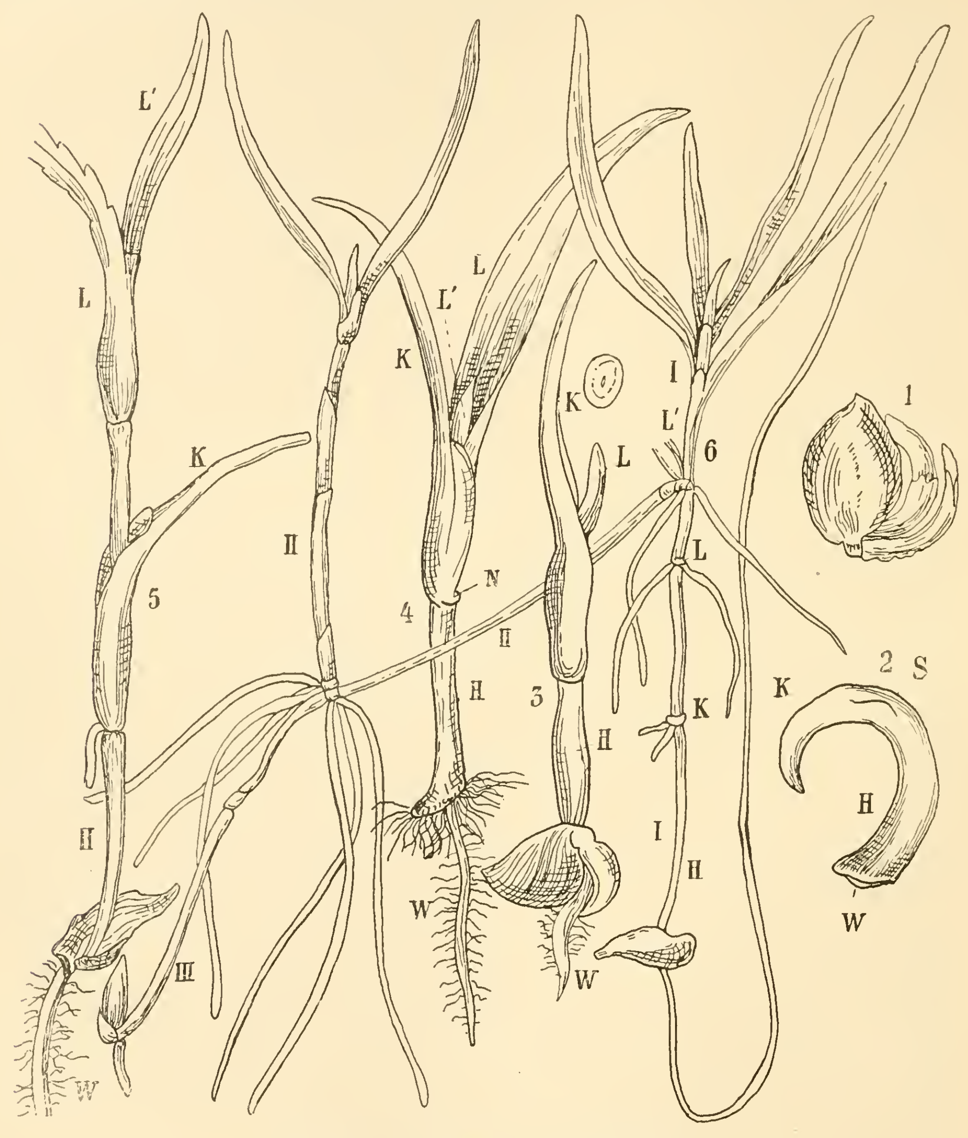


Fig. 227. Keimung von *Potamogeton.*

1 Keimling, der soeben aus der Frucht hervorbricht, 4 : 1; 2 Keimling isoliert: H hypokotyles Glied, K Kotyledon, S Scheidenspalt, W Hauptwurzel, stets unverzweigt; 3 weiter vorgerückter Keimling: L erstes Laubblatt, 5 : 1, oben der Querschnitt des Kotyledon; 4 noch weiter vorgerückt: N Beginn der ersten Nebenwurzel, L' zweites Laubblatt; 5 die Streckung der Achse beginnt; 6 ältere Keimpflanze, 3 : 1, bereits 3 Sprossgenerationen (I, II, III) mit in den Boden sich herabsenkender Grundachse entwickelt. 1—4 und 6 P. lucens, 5 P. crispus. (Nach Irmisch.)

nachdem nun der primäre Hauptspross der jungen Pflanze am Grunde (über dem ersten Laubblatt) mehr oder weniger zahlreiche kurze Stengelglieder ausbildet, dort an den Stengelknoten zahlreiche Seitenwurzeln aussendet und da-

durch gestärkt wird, oder sich gleich nach der Ausbildung der ersten Laubblätter durch verlängerte Stengelglieder ins Wasser hinausstreckt, sendet der primäre Spross mehrere oder nur eine kriechende Grundachse aus. Es scheint, dass diese Verhältnisse, die selbstverständlich den grössten Einfluss auf die geringere, oder grössere Vermehrungsfähigkeit, auf das vereinzelte oder plötzliche und massenhafte Auftreten einer Art an den Standorten haben müssen, sicher bei einzelnen Arten sehr verschieden sind, aber auch sicher bei vielen, wie *P. natans, P. lucens, P. pusillus* u. a., von dem Standort (ob bewachsen oder kahl), abhängen (Fig. 227, 6).

Die Wurzeln entspringen an den Knoten der Grundachse, weniger an den unteren Knoten der aufstrebenden Laubsprosse. Bei den dickstengeligen Arten bemerkt man eine deutliche Alternanz der meist in der 5-Zahl vorhandenen Phloëm- und Xylemteile der Wurzelgefässbündel. Je dünner die Stengel werden, desto mehr nimmt die Zahl dieser Teile ab und bei den dünnstengeligen Arten ist nur noch ein aus je einer Xylem- und (bis 2) Phloëmgruppen bestehendes Bündel vorhanden (144, S. 61 A. 10 Fig. 77—81). Die Gefässe im Innern sind mehr oder weniger deutlich, oft ganz undeutlich differenziert, öfter fast ohne Spuren von Verdickung. Siebteile oder Gefässteile rücken durch Wegfall von Elementen zusammen. Die Siebröhren stossen mitunter unmittelbar an die dickwandige, meist wohlentwickelte Schutzscheide (Fig. 228).

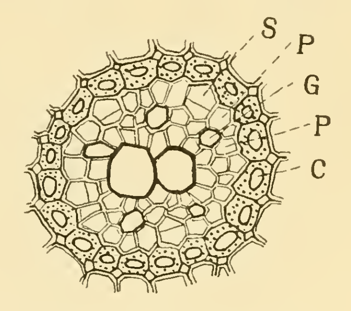


Fig. 228. *Potamogeton natans.* Wurzelquerschnitt, zentraler Teil.
G Gefäss, S Siebröhre nebst Geleitzelle, P Pericambium, C Endodermis. 470 : 1. (Nach Schenck.)

Die Wuchsverhältnisse aller *Potamogeton*-Arten haben viel übereinstimmendes; wie bereits einleitend bemerkt, sind z. B. die Sprossverbände der unterirdischen Achsen bei allen Arten gleichartige Sympodien (Fig. 229). Der im Boden wagerecht fortwachsende Spross bildet nach oft sehr verlängertem Internodium ein schuppenartiges nach oben gerichtetes kleines Niederblatt aus, bei dem ein deutlicher Mittelnerv nicht zu erkennen ist und welches auch niemals eine Knospe in seiner Achsel trägt, nach einem abermals verlängerten Stengelgliede folgt ein grösseres derberes, meist mit deutlichem Mittelnerven versehenes, nach unten gerichtetes Niederblatt, in dessen Achsel sich sehr frühzeitig eine kräftige Knospe entwickelt. Auf dieses Niederblatt folgt nach einem sehr verkürzten Internodium ein drittes verlängertes nach oben gerichtetes, gleichfalls eine Knospe in der Achsel tragendes Niederblatt. Der Stengel richtet sich dann auf und bildet, aus dem Boden ins Wasser hinaustretend, zunächst meist nach noch einigen scheidenartigen Niederblättern die Laubblätter aus. Die Knospe in der Achsel des zweiten nach unten gerichteten Niederblattes wächst fast gleichzeitig mit der Verlängerung des Hauptstengels aus und kräftigt sich so, dass sie meist bald den Hauptspross zur Seite drückt und horizontal fortwachsend als direkte Fortsetzung der kriechenden Grundachse erscheint, wieder nach verlängerten Stengelgliedern ein kleines nach oben gerichtetes, ein grösseres nach unten gerichtetes Niederblatt erzeugt, welches dann seinerseits wieder die Knospe für den Fortsetzungsspross in der Achsel trägt. — Die Knospe in der Achsel des dritten nach oben gerichteten unmittelbar auf das zweite folgenden Niederblattes kommt meist erheblich später und viel schwächer zur Entwickelung. Es erzeugt einen Reservespross, der auch zunächst mit einem ein schuppenförmiges Niederblatt ohne, dann 2 Niederblätter mit Knospen in den Achseln tragenden horizontal fortwachsenden Sprosse beginnt. Nach einer der des Hauptsprosses genau

entsprechenden Verzweigung ohne die starke Streckung der Stengelglieder beginnt der Reservespross unter günstigen Lebens- und Ernährungsbedingungen bald zu erstarken und gleicht dann dem Hauptsprosse vollkommen (88).

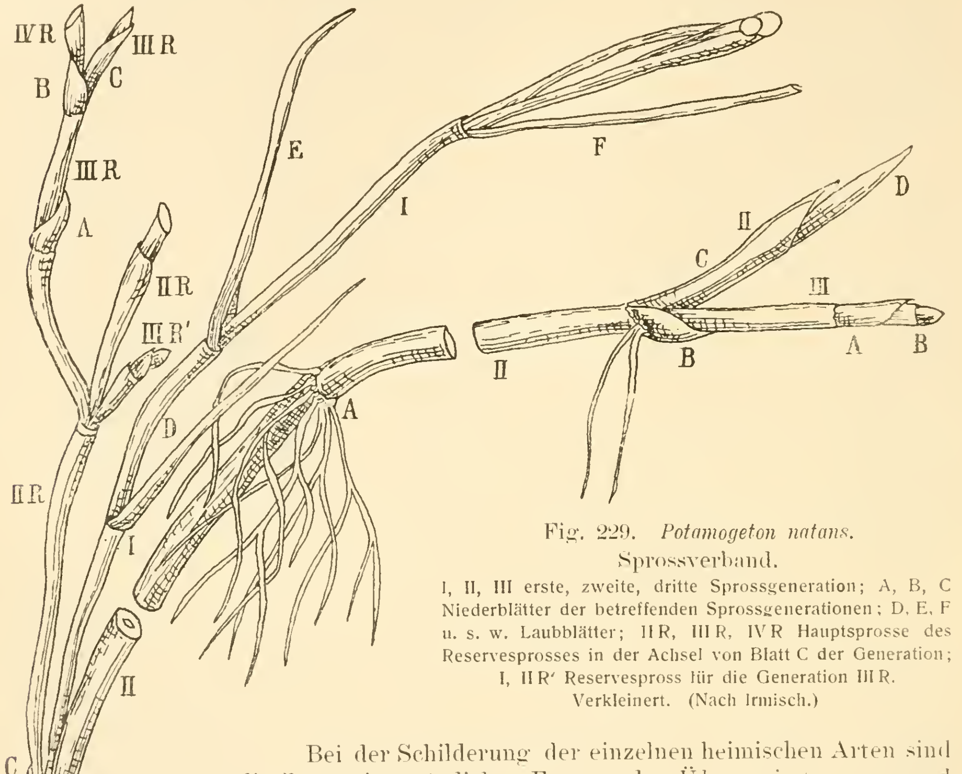


Fig. 229. *Potamogeton natans.* Sprossverband.
I, II, III erste, zweite, dritte Sprossgeneration; A, B, C Niederblätter der betreffenden Sprossgenerationen; D, E, F u. s. w. Laubblätter; II R, III R, IV R Hauptsprosse des Reservesprosses in der Achsel von Blatt C der Generation; I, II R' Reservespross für die Generation III R. Verkleinert. (Nach Irmisch.)

Bei der Schilderung der einzelnen heimischen Arten sind die ihnen eigentümlichen Formen der Überwinterung und der vegetativen Vermehrung besprochen, eine Vermehrungsweise scheint fast allen Arten gemeinsam zu sein, nämlich die Fähigkeit, neue Grundachsen aus abgetrennten Sprossen zu bilden (Fig. 230). Irmisch (88) beschreibt den Vorgang zuerst von *P. natans*, *P. lucens* und *P. crispus*, Raunkiär (154) hat ihn bei *P. natans*, *P. gramineus*, *P. nitens* und *P. pectinatus* beobachtet, mir selbst ist er bei *P. natans*, *P. gramineus*, *P. perfoliatus*, *P. lucens*, *P. decipiens berolinensis*, *P. pectinatus* und *P. crispus* häufiger begegnet. Abgetrennte Sprossstücke bilden im Wasser treibend, aus irgend einer Knospe (meist in der Achsel oberer Blätter) einen kurzen, selten längeren, öfter ziemlich schwachen Seitenspross, aus dessen unteren, zumeist zu mehr oder weniger niederblattartigen Blättern gehörigen Achseln ein horizontal bis senkrecht abwärts wachsender, der Grundachse entsprechender Spross hervorbricht. Tritt das Abgliedern der Sprosse im Sommer ein, so schwimmen dieselben dauernd an der Wasseroberfläche bis sie irgendwo am Ufer oder im seichten Wasser an Rohrgräsern o. ä. hängen bleiben. Im ganz seichten Wasser beginnt der neu hervorwachsende Seitenspross meist sofort zu wurzeln, und es bilden sich dadurch die häufig am ganz flachen Ufer zu beobachtenden nichtblühenden *Potamogeton*-Horste, die bei genauerer Untersuchung die ausgesprochene Tendenz, ins tiefere Wasser zu wandern, durch die vorherrschende Richtung der längsten

Grundachsenstücke erkennen lassen. An Rohrgräsern in etwas tieferem Wasser verankert, sieht man eine mitunter bis gegen 2 dm lange Grundachse fast senkrecht nach unten wachsen und dann die Spitze wieder aufrichten. Aus der Umbiegungsstelle entspringen Wurzeln; vermögen diese den Boden zu erreichen, so wächst das Gebilde weiter, gelingt das nicht, so geht es zu Grunde oder wenn es sich bis zum Herbste erhalten kann, sinkt es zu Boden. Geht das

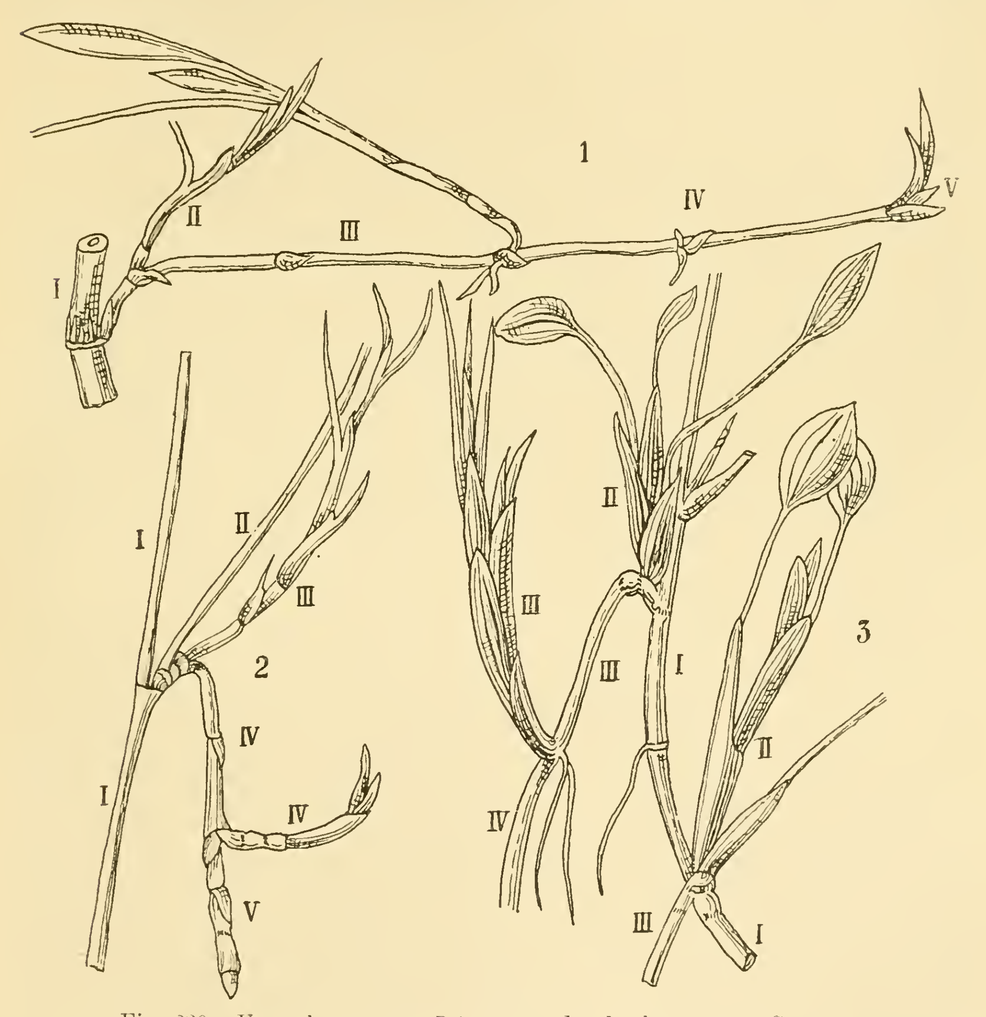


Fig. 230. Vermehrung von *Potamogeton* durch abgetrennte Sprosse.
1 P. lucens; I Stück des losgerissenen Laubtriebes, das Blatt ist entfernt, II kurzer Trieb in der Achsel des Blattes, aus dem zweiten Niederblatt die normal gebauten Sprossgenerationen III, IV und V. 2 P. pectinatus; I und II wie oben I; III wie oben II; IV, V normale Sprossgenerationen, abwärts in den Schlamm wachsend. 3 P. natans; ein Stück (I) mit 2 Stengelknoten, Bezeichnung wie bei 1.
(1 nach Irmisch; 2, 3 nach Raunkiär.)

Abtrennen der Sprosse im Herbst vor sich, so kommen häufig nur die ersten Stadien der Entwickelung zur Ausbildung. Der abgetrennte Spross, der schon häufig alle oder doch einen Teil der Blätter verloren hat, beginnt mit der Entwickelung des Seitentriebes zu faulen, stirbt sehr bald ab und das ganze Gebilde sinkt dann zum Gewässergrunde herab, dort seine Entwickelung vollendend

Die Überwinterung jüngerer Teile der Grundachse ist gleichfalls allen Arten gemeinsam. nur bei *P. densus* kommt, wie bei der Besprechung dieser Art erwähnt ist. häufig ein völliges Absterben der Grundachse vor. Die Form. wie die Grundachse ausdauert, ist ausserordentlich verschieden und findet bei der Behandlung der einzelnen Gruppen Berücksichtigung, ebenso, ob den Winter überdauernde untergetauchte grüne Sprosse vorhanden bleiben oder nicht. Bei einer sehr grossen Zahl von Arten bleiben im Herbst die entstehenden Laubtriebe verhältnismässig kurz, erzeugen meist eine geringe Zahl von ziemlich grossen und breiten Laubblättern, die im grünenden Zustande den Winter überdauern. Im Frühjahr wachsen die Sprosse sofort kräftig weiter, daher kommt es. dass man oft schon sehr früh im Jahre grosse Mengen von Laubtrieben sich der Oberfläche des Wassers nähern sieht. In klaren Gewässern sind diese überwinternden Laubtriebe jederzeit unter der Eisdecke sichtbar.

Bei sehr vielen Arten ist sodann die Bildung von Winterknospen oder Brutknospen bekannt. In der Form ihrer Ausbildung sind sie sehr verschieden und deshalb bei den einzelnen Arten behandelt. Das ihnen Gemeinsame ist. dass irgendwelche endständigen oder axilen Sprosse von Laubtrieben plötzlich verkürzte und meist verdickte Internodien erkennen lassen und damit ihr Längenwachstum einstellen. Die Knoten dieser Kurztriebe haben fast stets die Fähigkeit, direkt Wurzeln zu treiben, sehr oft finden sich diese bereits in den Rindengeweben verborgen vor. Der Grund dieser Sprosse ist zumeist sehr brüchig. daher lösen sie sich meist leicht von ihrer Abstammungsachse los. Wie weit und in welcher Form die Blattorgane ausgebildet sind. ist äusserst wechselnd und zwischen echten Winterknospen, die äusserlich nur schuppenartige Niederblätter erkennen lassen und sich als fast zwiebelartige oder knollenähnliche Gebilde abtrennen. bis zu mässig verlängerten beblätterten Kurztrieben, die sich wie Stecklinge selbständig machen, finden sich alle Übergänge bei den verschiedenen Arten der Gattung vor.

Der anatomische Bau der Grundachse ist dem des sogleich zu erwähnenden Stengels ziemlich ähnlich, nur ist meist entsprechend der erheblich höheren Inanspruchnahme des Stengels auf Zug im letzteren eine deutliche Zusammendrängung der Leitungsgewebe im Inneren wahrzunehmen. Das Rindengewebe, welches schon im Rhizom stark entwickelt erscheint, nimmt im Stengel verhältnismässig zu, die Masse des parenchymatischen Grundgewebes im Innern dagegen ab. Die mechanischen Elemente treten naturgemäss in der Grundachse zurück. und die im Stengel meist zerstreut auch im Rindengewebe liegenden verschwinden fast ganz. Die Luftgänge der Rinde nehmen an Zahl meist erheblich zu, ohne jedoch eine merkliche Vergrösserung zu zeigen.

Die Grundachsen wohl aller Arten sind spezifisch leichter als Wasser, während also mehrere oberirdische Triebe (Wintersprosse etc.) untersinken, steigen die Rhizome. sobald sie von der Erd- oder Schlammdecke befreit werden, und wenn die Wurzeln gelockert sind, sofort zur Oberfläche herauf und schwimmen fort. Es hängt diese Leichtigkeit sicher mit der notwendigen starken Durchlüftung im Schlamme zusammen.

Etwas gleichfalls bei allen *Potamogeten* vorkommendes ist die wechselnde Tracht der Pflanze und die veränderliche Blattgestalt. Es ist oft äusserst schwer zu entscheiden. ob diese Veränderlichkeit eine innere Ursache hat, die beobachtete Pflanze also eine Abart darstellt. oder ob die veränderte Tracht den herrschenden Standortsverhältnissen ihr Dasein verdankt. Beides kommt gleich häufig vor. Die Abänderungen infolge von Standortseinflüssen sind hier besonders zu behandeln. sie sind wie bei allen Wasserpflanzen ausserordentlich auffällig. Unterscheiden sie sich schon in tieferen und flacheren, auch in grösseren oder kleineren Wassermassen recht erheblich dadurch, dass die tieferen und

grösseren Gewässer eine stärkere Wellenbewegung zeigen, so ist der Unterschied zwischen den Formen derselben Art in stehendem und stark fliessendem Wasser oder gar auf dem trocken gelegten Boden so gross, dass sie von Anfängern häufig für ganz verschiedene Arten gehalten werden, wenn die Gattungs- oder Gruppenzugehörigkeit überhaupt erkannt wird. Stark bewegtes Wasser, d. h. solches mit starker Wellenbewegung besonders an Ufern, bewirkt allgemein eine Verkürzung der Organe und zwar nicht nur der Stengel, sondern auch der Blätter, eine Erscheinung, die namentlich bei den untergetauchten breitblättrigen Formen sehr in die Erscheinung tritt. Stark fliessendes Wasser bewirkt im allgemeinen eine Verlängerung auch der Blätter, jedoch nicht immer, vgl. z. B. *P. perfoliatus*. Beide Arten der Wasserbewegung, Welle und Strömung, bewirken zumeist eine Verminderung der Schwimmblatt- und Blütenbildung bis zur völligen Unterdrückung beider. In stehendem, besonders seichtem Wasser bemerkt man allgemein eine starke Verbreiterung der Blätter, eine Erscheinung die z. T. wohl auf die starke Erwärmung des Wassers zurückzuführen ist. Diese Verbreiterung ist selbst bei den fein- und schmalblättrigen Arten zu beobachten, zugleich mit ihr eine Ausbildung zahlreicher Schwimmblätter in den betreffenden Gruppen, die oft so zahlreich auftreten, dass sie sich gegenseitig in die Höhe richten und die ganze Wasserfläche dicht bedecken. Auch die Blütenbildung nimmt oft auffallend zu, so dass selbst Arten wie *P. pusillus* mit ihren Blütenähren fast die Wasserfläche bedecken.

Die Zugfestigkeit des Stengels ist einigermassen veränderlich, nicht nur, dass sie bei verschiedenen Arten sehr wechselt, ist sie auch verschieden nach dem Standorte. In stark strömendem Wasser sind die mechanischen Elemente erheblich stärker ausgebildet als in stehendem, womöglich warmem Wasser, wo sie, z. B. in Kulturgefässen, oft ausserordentlich zurücktreten (vgl. 19; **152**, S. 57; 132, S. 694; 150). Der Zentralzylinder selbst ist durch die mehr oder weniger grosse Zusammendrängung der Gefässbündel und durch die Stärke ihres Bastbelages von ausreichender Festigkeit. Auf dem Querschnitt erkennt man bei vielen Arten die überlegene Festigkeit des Stengels gegenüber dem Rhizome schon daran, dass die Leitungsorgane sich zu einer geringeren Zahl von Gefässbündeln vereinigt haben. Der Zentralzylinder ist bei fast allen Arten mehr oder weniger seitlich zusammengedrückt, d. h. es sind stets 2 etwas längere und 2 kürzere Seitenflächen zu bemerken; über seinen anatomischen Bau liegen zahlreiche Beobachtungen vor (so namentlich 34; **154**, S. 39 ff.; 131, S. 62; 143; 144, S. 40 ff.). Nach der Verteilung der Leitungsgewebe und der mechanischen Zellen im Mark stellt Raunkiär (**154** S. 48 ff.) verschiedene Typen auf. Die Gefässbündel, die stets deutlich in einen oder mehrere Phloëm- und einen Holzteil geschieden sind, lagern sich entweder im Kreise innerhalb der Endodermis um das Mark, und im Innern des Markes liegen dann noch 2 getrennte Gefässbündel, oder diese letzteren sind mit je einem der äusseren Bündel verschmolzen, so dass sie von aussen bis weit ins Innere vorstossen. Ein weiterer Schritt ist der, dass die inneren Gefässbündel auch mit einander verschmelzen (meist bei dünnstengeligen Arten), dann reicht ein Gefässbündel als gerade Platte oder in Kreuzform durch den kleinsten Durchmesser des Zentralzylinders von einer Seite zur andern, und nimmt oft fast den grössten Teil des Querschnittes ein. An den Schmalseiten gruppieren sich noch 1 bis 3 getrennte Bündel unter der Endodermis. Innerhalb jedes Gefässbündels verläuft ein Kanal, nur die allerkleinsten ausgenommen, in den grossen Bündeln erreicht der Gang oft eine erhebliche Grösse (z. B. *P. lucens*). Dieser Gang, der nach Schenck (139, S. 40) durch Resorbierung der ursprünglich angelegten Gefässgruppen entsteht und oft noch einige Ringe und Spiralstücke an der Wandung anhaftend zeigt, ist öfter mit Flüssigkeit gefüllt (vgl. *P. perfoliatus*). Die mechanischen Zellen

sind an die Gefässbündel in sehr verschiedener Weise und Stärke angelagert. bei den mechanisch festesten (z. B. *P. gramineus* und *P. coloratus*) sind die Gefässbündel ganz von mechanischem Gewebe umgeben. ja bei *P. gramineus* verschwindet das Mark fast ganz, und mitunter (*P. coloratus*) liegen noch mechanische Platten in den Gefässbündeln selbst. Bei den übrigen Arten ist der Belag schwächer, und zwar bald in Gestalt schmälerer Platten oder als Pfosten vorhanden. Beide liegen zumeist auf der Innenseite der Bündel. der höheren Inanspruchnahme auf Zugfestigkeit entsprechend, nur selten (z. B. *P. praelongus*) liegen sie in der Mehrzahl auf der Aussenseite. Bei manchen Arten (z. B. *P. densus*) tritt die mechanische Verstärkung sehr zurück. Auffällig ist. dass je stärker der Zentralzylinder zusammengedrückt erscheint, desto bedeutender die Festigkeit auf den Längsseiten des Querschnittes ist (*P. lucens*). sicher um eine Beschädigung durch die natürlich an den Flächenseiten stärkere Biegung bei Wasserbewegung zu verhindern. Der Auftrieb im Wasser ist offenbar sehr gering: Hochreutiner (84. S. 163) fand, dass bei einigen Arten in 2 Tagen eine ganz geringe, bis zu 1.5 dm hohe Wassersteigung erfolgte. Schenck bezweifelt bei verschiedenen Arten wegen der starken Reduktion aller Xylemteile wohl mit Recht jede nennenswerte hebende Wirkung derselben im Wasser.

Scheifers (143) weist bereits darauf hin, und Raunkiär (154 S. 39. 40) bestätigt es, dass die Zellwände sowohl des Zentralzylinders als auch der Rinde eine sehr merkwürdige chemische Beschaffenheit zeigen. die in vielen Punkten lebhaft an Kork erinnert. Die Zellwände lösten sich bei Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure nicht auf. selbst wenn die Einwirkung der Säure wochenlang gedauert hatte. Alle untersuchten Arten verhielten sich in dieser Beziehung gleichartig. Eine Zellulosereaktion und Holzreaktion trat nur bei einigen Arten schwach ein.

Das Rindengewebe ist. wie bereits bemerkt. sehr mächtig entwickelt. und seine Anordnung bestimmt die Gestalt des Stengels. der bei den meisten breitblättrigen Arten (mit Ausnahme von *P. crispus*) mehr oder weniger stielrund. bei den schmalblättrigen Arten zusammengedrückt ist. und zwar bei *P. rutilus* und *P. trichoides* am wenigsten. elliptisch; abgerundete Seiten haben auch *P. pusillus*, *P. mucronatus* und *P. obtusifolius*, am stärksten zusammengedrückt ist der Stengel bei *P. compressus* und *P. acutifolius*. Auf dem Querschnitt fallen bei fast allen Arten die grossen zahlreichen Luftkanäle auf. die bei den rundstengeligen Arten in eine mehr oder weniger grosse Zahl von konzentrischen Kreisen angeordnet sind; je stärker der Stengel zusammengedrückt ist. desto mehr gruppieren sich die Luftkanäle seitlich. Die Luftgänge sind durch Wände von weitlumigem Parenchym getrennt. die bei einzelnen Arten (*P. natans*) bis zu 3 Zelllagen stark sind, bei andern nur eine Zelllage ausmachen. Ebenso ist der Parenchym-Belag unmittelbar unter der Epidermis verschieden dick. oft bildet die Epidermis allein die Grenze der äussersten Luftgänge. Querwände (Diaphragmen) finden sich hin und wieder und sind gleichfalls meist aus einer Zellschicht mit Interzellularräumen gebildet. An den Vereinigungsstellen der längsverlaufenden Wände zwischen den Lufträumen liegen häufig mechanische Bündel. die entweder rein aus mechanischen Zellen bestehen oder aus einem von mechanischen Zellen umgebenen Teile von Siebröhrengewebe gebildet sind. Diese Bündel sind entweder über den ganzen Querschnitt mehr oder weniger verstreut (z. B. *P. natans*) oder sie sind auf bestimmte Zonen beschränkt. Bei vielen Arten, namentlich bei der Gruppe *Chloëphylli*, liegen sie nur als Kranz unter der Epidermis. bei der Gruppe *Coleogeton* dagegen finden sie sich nur im Innern der Rinde. bei *P. filiformis* ist meist überhaupt nur ein mechanischer Strang vorhanden. Mechanisch sehr wenig fest sind *P. perfoliatus* mit nur wenigen. *P. polygonifolius*, *P. coloratus*, *P. alpinus* und *P. crispus* meist ganz ohne Bündel in der Rinde.

Die Rindenbündel verlaufen von einem Stengelknoten bis zum nächsten fast gerade und ohne Teilung, erst an den Knoten anastomosieren sie miteinander, aber nicht mit denen des Zentralzylinders. Die Bündel des Zentralzylinders sind nach De Bary (34, S. 283 ff.) z. T. als stammbürtige, lang hindurchlaufende, teils als Blattspurbündel zu betrachten. Die Zahl ist bei den Arten, wie bereits oben bemerkt, sehr verschieden und ihr Verlauf lässt sich besonders bei den Arten mit zahlreichen Gefässbündeln verfolgen. De Bary nimmt als Muster einen Stengel von *P. natans* mit 8 Gefässbündeln. Davon sind 4 echte Stammbündel. Von jedem Blatte laufen bis zum nächstunteren Knoten 3 getrennte Bündel herab, dort vereinigen sie sich zu einem grossen breiten Bündel und laufen vereint bis zum nächstunteren Knoten, wo sie sich nun mit dem mittelsten Strange des dort stehenden Blattes vereinigen. Sind mehr Bündel vorhanden, so bleiben die einzelnen Bündel durch mehrere Knoten getrennt. Scheifers (143) gibt eine etwas abweichende Darstellung des Verlaufes.

Chlorophyll ist im Stengel entweder nur in der Epidermis oder in den obersten 2—3 Zellschichten vorhanden. Die Endodermis (Schutzscheide) ist bei fast allen Arten zwischen Zentralzylinder und Rinde deutlich ausgebildet. Sie ist bald ganz dünn, bald kräftig entwickelt; ist sie verstärkt, so sind entweder die im Querschnitt nach innen gelegenen Zellwände oder alle verdickt. Raunkiär legt bei vielen Arten ein grosses Gewicht auf die Form ihrer Ausbildung. Ich habe die Gestalt und Stärke der Verdickung der Schutzscheidenzellen oft sehr wechselnd bei Exemplaren extremer Standorte gefunden. Bei den Formen mit dünner Schutzscheide (z. B. *P. perfoliatus*) sind die Caspary'schen Punkte sehr deutlich.

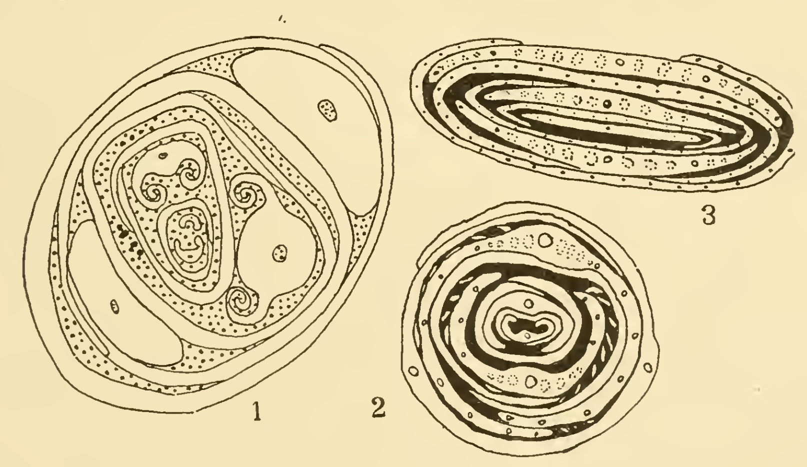


Fig. 231. Knospenlage der Blätter von *Potamogeton*.

1 P. lucens mit eingerollten Blättern, 20 : 1; 2 P. praelongus mit zusammengerollten Blättern, 30 : 1; 3 P. obtusifolius mit flachen Blättern, 30 : 1. (1 nach Irmisch, 2, 3 nach Raunkiär.)

Die Blätter sind, wie bereits bei der Veränderlichkeit der Tracht hervorgehoben wurde, in ihrer Form im allgemeinen sehr von den Standortsverhältnissen abhängig. Sie stehen fast durchweg deutlich abwechselnd 2zeilig, nur bei einigen Arten ändert sich die Divergenz an gewissen Stellen, wie dies später bemerkt ist. Bei *P. densus* sind die Laubblätter überall scheinbar gegenständig, sonst findet sich solche Näherung eines Paares nur bei den unmittelbar einem Blütenstande vorangehenden beiden Blättern. In der Knospenlage

kann man innerhalb der Gattung drei verschiedene Typen unterscheiden. Bei *P. natans*, *P. polygonifolius*, *P. coloratus*, *P. alpinus*, *P. gramineus* und *P. lucens* sind die Blätter in der Jugend eingerollt, d. h. die Mittelrippe ist bei den jugendlichen Blättern ungeheuer stark entwickelt, so dass die Blattspreite fast nur als Anhängsel erscheint (Fig. 231, 1). Jederseits der dicken Mittelrippe sind nun die Blattspreitenhälften nach innen, also nach der Oberseite eingerollt. Zusammengerollt, d. h. die äusseren Blätter umschliessen die inneren, sind die Blätter bei *P. perfoliatus*, *P. praelongus* und *P. densus* (Fig. 231, 2). Flach aufeinander liegen sie bei *P. crispus* und den schmalblättrigen Arten (Fig. 231, 3).

Die Nervatur der Blätter ist für die Erkennung vieler Arten ausserordentlich wichtig, namentlich die Zahl der Längs- und Quernerven spielt eine grosse Rolle und ist bei vielen Arten ziemlich constant. Sehr bemerkenswert ist auch die grössere oder geringere Deutlichkeit des sogenannten Mittelstreifnetzes, d. h. ob der Mittelnerv beiderseits von einigen genäherten feineren Nerven begleitet ist, die mit den sie quer verbindenden Nerven längliche durchscheinende (grüne bis farblose) Maschen einschliessen, oder ob diese Bildung fehlt oder undeutlich ist. Die Blattnerven sind bald echte Gefässbündel mit Leitungsgewebe oder sie sind lediglich aus mechanischen Zellen oder aus solchen und Siebröhren zusammengesetzt. Bei einer Reihe von Arten treffen wir einen wohl lediglich mechanischen Zwecken dienenden Randnerven. Der Mittelnerv läuft durch das ganze Blatt bis zur Spitze und endigt hier in einem sogenannten Wasserporus (165), der dadurch zu stande kommt, dass um das Ende des Mittelnerven an einer kleineren Stelle bereits im jugendlichen Stadium die Epidermis abstirbt und verschwindet. Der Wasserporus liegt bei den schmalblättrigen Arten an der Spitze des Blattes, bei den breitblättrigen etwas an der Unterseite, meist biegt sich dann die Spitze etwas nach der Seite über den Wasserporus (160). Nach Weinrowsky (165) sind die Wasserporen die Absflussstellen des im Blatte zirkulierenden Wasserstromes und finden sich beim grössten Teile der Wasserpflanzen. Bei der an vielen Arten vorkommenden schweren Benetzbarkeit der Blätter (vgl. unten), sowie der mangelhaften Ausbildung der Xylemteile, bezw. der Resorption der Gefässe (vgl. oben), und des infolge hiervon mangelhaften Wasserauftriebes in Stengel und Wurzeln scheint mir der Wasserporus, der die Verbindung der Xylemgänge mit dem die Pflanze umgebenden Wasser herstellt, mehr der allgemeinen Wasserregulierung bezw. der Nahrungsaufnahme zu dienen, als nur dem Wasserabfluss.

Die grossen Nerven werden meist jederseits von einem Luftkanal begleitet oder von einem oder gar mehreren Kreisen von Luftgängen zum grössten Teile (namentlich unterseits) umgeben (Fig. 234). Zwischen den Nerven liegt parenchymatisches Gewebe, welches bei den flachen untergetauchten Blättern zumeist 3, selten 2 oder 4 Zellschichten stark ist. Das Chlorophyll findet sich vornehmlich in den äusseren Zellschichten, also den Epidermiszellen, die mit dem Wasser in unmittelbare Berührung kommen, die Assimilation also anscheinend direkt besorgen. Dazu stimmt auch die Tatsache, dass die grösste Mehrzahl der Arten an untergetauchten Blättern (über das Schwimmblatt vgl. unten) keine Spaltöffnungen besitzt, nur bei einigen sind solche nachgewiesen, so z. B. von Mer (109) bei *P. alpinus*, von Sauvageau (136) und Grönlund (74) bei *P. lucens*. Sauvageau beobachtete sie auch bei *P. perfoliatus* und *P. densus* (a. a. O. S. 272).

Bei vielen Arten, namentlich bei *P. nitens*, *P. lucens*, *P. praelongus*, *P. obtusifolius* u. a. fällt eine Erscheinung sehr in die Augen, die sich mitunter noch an getrockneten Exemplaren erhält, nämlich der eigentümliche Fettglanz besonders der jüngeren untergetauchten Blätter und Nebenblätter. An lebendem

Material zeigt sich, dass diese glänzenden Blätter nicht oder nur wenig benetzt werden können und dass beim Herausnehmen das Wasser leicht abtropft. Lundström (106) hat gefunden, dass sich bei den betr. Arten in den Epidermiszellen Öltropfen befinden, die an kleine farblose Stäbchen gebunden erscheinen; Lundström nennt sie „farblose Ölplastiden“, sie sind in allen Oberhautzellen zu finden, nur in den an die Hauptnerven und an den Wasserporus angrenzenden Zellen fehlen sie und diese Partien bleiben dann auch vom Wasser benetzt. Das Öl findet sich schon in ganz jungen Zellen zu einer Zeit, wo das Chlorophyll noch nicht zur Ausbildung gekommen ist, woraus erhellt, dass es sich dabei nicht etwa um ein direktes Assimilationsprodukt handelt. Was nun den Zweck dieser Einrichtung betrifft, so hält sie Lundström in erster Linie für eine Schutzeinrichtung und zwar sowohl gegen die Angriffe von Tieren, die durch den von dem Öl verursachten Geschmack abgeschreckt werden, als besonders gegen die Ansiedelung von epiphytischen Algen (und Parasiten?). Das letztere erscheint zweifellos richtig, denn solange die Teile dieser Arten ihren Fettglanz sich bewahrt haben, bleiben sie von der Algendecke verschont, die die alten Teile so häufig ganz besetzt hält. Dafür dass es sich um eine Schutzeinrichtung handelt, spricht auch der Umstand, dass die ölführenden Zellen sich besonders häufig und reichlich in den Nebenblättern befinden, die ja im wesentlichen selbst Schutzorgane sind. Ob auch die Kalkinkrustation, von der sogleich die Rede sein wird, erheblich durch die Ölbildung verhindert wird, wie z. B. auch Raunkiär (s. 56) annimmt, ist mir nicht sicher, denn ich fand verschiedene Fälle, namentlich bei *P. nitens* und *P. lucens*, bei denen sich dicke leicht abblätternde Kalkschichten auf der sehr glänzenden Blattfläche vorfanden. Lundström lässt auch die Möglichkeit offen, ob das Vorhandensein des Öles noch andern Zwecken dient, also vielleicht die etwa schädigende Kraft der Wasserbewegung aufzuheben, d. h. die Reibung des Wassers gegen die Blattorgane zu vermindern oder die Diffusion von Lösungen (Glykose) von innen nach aussen zu verhindern. Eine ähnliche Bedeutung wie diese Öltropfen in der Epidermis haben die sogenannten Drüsen am Grunde der Blattspreite, wie sie sich bei schmalblättrigen Arten, namentlich *P. obtusifolius*, finden, und welche Raunkiär näher untersucht hat. Diese Gebilde kommen durch das Anschwellen des Nebenblattgrundes zu stande. Der verdickte Blattgrund zeigt Luftlücken, die ebenso wie die der Stengel und Blätter durch dünne Scheidewände getrennt sind; diese Scheidewände fallen ziemlich frühzeitig zusammen und es bildet sich so eine grössere Kammer, deren Zellen viel Öl enthalten.

Eine weitere sehr verbreitete Erscheinung, namentlich bei den in Landseen wachsenden Arten ist die, dass sich im Laufe des Sommers (mitunter mehrmals) die ganze Aussenseite der Pflanze, namentlich die Blattflächen, mit einer mehr oder minder dicken Kalkschicht bedeckt. Pringsheim (121) hat festgestellt, wie durch die Kohlensäureassimilation der Pflanze der im Wasser gelöste Kalk niedergeschlagen wird. Der Einfluss dieses Kalkniederschlages auf die Ausbildung der den Gewässergrund bedeckenden Bodenarten ist bereits oben berührt worden.

Raunkiär unterscheidet 3 Formen von Blättern bei *Potamogeton*: 1. das flache untergetauchte Blatt, 2. das Schwimmblatt und 3. das dicke binsenförmige untergetauchte Blatt.

Das flache untergetauchte Blatt (Fig. 232) findet sich in sehr wechselnder Form, wie bereits oben bemerkt, auch bei derselben Art. Die grössten untergetauchten Blätter haben *P. lucens* und Formen des *P. decipiens*, die aber immer mehr oder weniger länglich sind, fast kreisrunde Blätter kommen bei *P. perfoliatus* vor. Von diesen breiten Formen bis zu den schmalen einnervigen gibt es alle Übergänge. Einen merkwürdigen Übergang zur dritten Form bildet *P. pecti-*

natus mit flachem bis fast stielrundem, öfter durch wenige grosse Luftkanäle erfülltem hohlem Blatte.

Das Schwimmblatt, welches bei einer Reihe von Arten ausgebildet ist, besitzt fast stets eine ovale (selten rundliche) bis längliche (selten bis fast linealische) Gestalt. Es ist fast stets viel derber und dicker als die unterge-

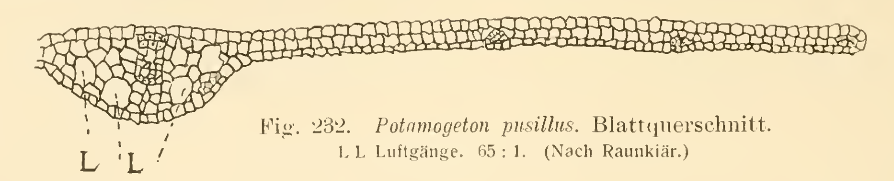


Fig. 232. *Potamogeton pusillus.* Blattquerschnitt. L L Luftgänge. 65 : 1. (Nach Raunkiär.)

tauchten Blätter, oft fast lederartig, demgemäss ist auch der anatomische Bau ein anderer (Fig. 233). Durch Verlegung der grossen Lufträume in die untere Hälfte des Blattes wird das Blatt etwas über die Wasseroberfläche herausgehoben. Die Luftgänge der Unterseite sind je etwa halb so hoch als das ganze Blatt dick ist, nur durch die spaltöffnungslose Epidermis vom Wasser und durch einzellstarke Zwischenwände von einander getrennt. In der Mitte des Blattes liegt das von den Gefässbündeln durchzogene Parenchym, dem sich nach oben das bis zu 3 oder 4 Zellen starke Palissadengewebe anschliesst. Das Palissadenparenchym ist durchsetzt von ziemlich grossen Atemhöhlen, die durch die obere Epidermis hindurch in Spaltöffnungen endigen.

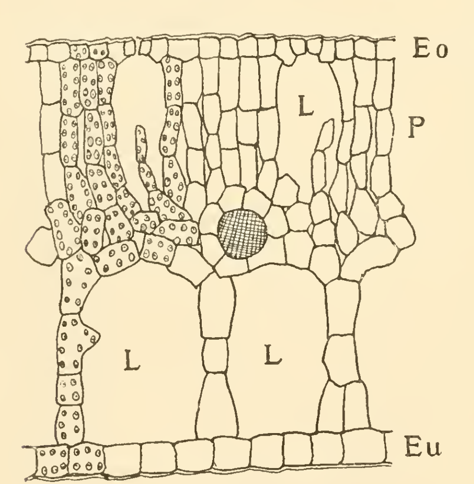


Fig. 233. *Potamogeton natans.* Querschnitt des Schwimmblattes. LL Luftkammern; P Palissadenparenchym; Eo obere Epidermis mit Spaltöffnungen; Eu untere Epidermis ohne Spaltöffnungen; das Gefässbündel schraffiert. 150 (?) : 1. (Nach Raunkiär.)

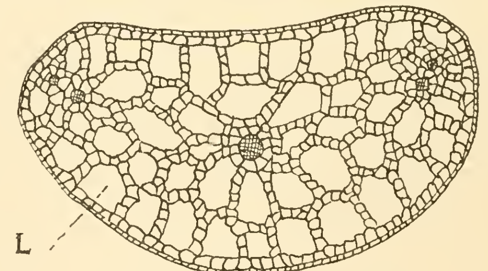


Fig. 234. *Potamogeton lucens.* Querschnitt durch ein binsenförmiges Blatt. L Luftgänge, 22 : 1. (Nach Raunkiär.)

Je nach der stärkeren oder schwächeren Ausbildung der parenchymatischen Gewebe ist die Nervatur deutlich oder undeutlich sichtbar.

Das dicke binsenförmige untergetauchte Blatt (Phyllodium) findet sich nur ziemlich vereinzelt, namentlich bei *P. natans* und *P. lucens* und wenn man diese Blattform hierher rechnen will (vgl. oben), auch bei *P. pectinatus.* Die hierher gehörigen Blätter sind meist halbstielrund bis stielrund und sind besonders zahlreich in stark fliessendem Wasser ausgebildet. Auf dem Querschnitte (Fig. 234) zeigen sie im wesentlichen ein Maschenwerk von aus einer Zellschicht bestehenden Wänden, die die grossen Lufträume von einander trennen. Nur an den Stellen, wo die wenigen Gefässbündel hindurchlaufen, namentlich um den Mittel-

nerv herum, finden sich zahlreichere Parenchymzellen. An den Vereinigungspunkten der Zwischenwände ist das Blatt von mehr oder weniger zahlreichen mechanischen Zellen durchzogen.

Hansgirg (66) rechnet die Wasser- und Sumpfblätter von *Potamogeton* teils zu seinem 1. Vallisneria-Typus der Strömungsblätter, teils zum 3. Nymphaea-, Pistia- und Pontederia-Typus der Schwimmblätter, und von diesen zu der Unterabteilung a) Nymphaea-Typus.

Die Laubblätter der *Potamogeton*-Arten sind sämtlich mit mehr oder weniger häutigen Nebenblättern versehen, die bei der grössten Mehrzahl der Arten von der Blattspreite getrennt zwischen ihr und dem Stengel stehen, nur bei der Gruppe *Coleophylli* sind die Nebenblätter und Blattspreiten bis weit hinauf verbunden, so dass das Nebenblatt scheidenartig bezw. an der Spitze zu einem Blatthäutchen wird. Bei den Arten mit getrennten Nebenblättern kommen indessen gar nicht selten, wie schon Irmisch erwähnt, namentlich an den Übergangsformen von Niederblättern zu Laubblättern, Blätter vor, deren Blattspreite mehr oder weniger hoch mit dem Nebenblatte verbunden erscheint. Oft sind die Nebenblätter sehr stark entwickelt und bilden ähnlich wie bei den *Polygonaceae* eine Tute (Ochrea) um den Stengel herum, die auf der dem Blatte abgewandten Seite offen bleibt und sich selten auch vor dem Blatte (so meist bei *P. mucronatus*) spaltet. Nur bei *P. densus* sind 2 getrennte Nebenblätter vorhanden.

Die hauptsächlichsten der von H. Glück (66) unterschiedenen Typen der monokotyledonischen Stipulargebilde sind innerhalb der Gattung *Potamogeton* vertreten, und zwar:

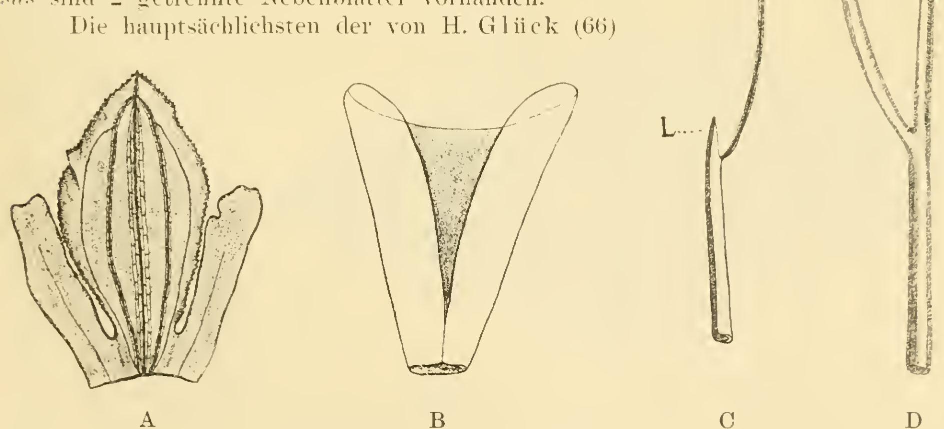


Fig. 235. Stipeln von *Potamogeton*.

A Laubblatt von P. densus mit den beiden Stipulae laterales, ausgebreitet; 5 : 1. B freie Stipula axillaris von P. crispus, herauspräpariert und von innen gesehen. C Blatt von P. pectinatus, an der Basis mit einer grossen Stipula adnata (L); 1 : 1. D Basis eines Blattes von P. filiformis mit geschlossener röhrenförmiger Stipula adnata (L); 4 : 1. (Nach Glück.)

1. Freie seitliche Nebenblätter (Stipulae laterales) bei *P. densus* (Fig. 235 A).

2. Blattscheide solcher Blätter, die mit einer „Ligula" versehen sind (Stipula adnata); sie kommt offen, d. h. mit den Rändern übereinander greifend (bei *P. pectinatus*) und geschlossen (bei *P. filiformis*) vor (Fig. 235 C, D).

3. Stipula axillaris, ein freies, früher häufig als „Blatthäutchen" bezeichnetes, blattachselständiges und unpaares Gebilde, welches in der Gattung *Potamogeton* immer offen ist und sich bei zahlreichen Arten findet (Fig. 236 B).

Der phylogenetische Zusammenhang dieser Bildungen ergibt sich aus der Keimungsgeschichte der von Glück darauf hin beobachteten Arten *P. polygoni-*

folius, *P. fluitans*, *P. alpinus* und *P. plantagineus* (vgl. auch S. 403). Der zunächst erscheinende Kotyledon trägt an seiner Basis 2 als Stipulae laterales aufzufassende grosse häutige Anhängsel, von den darauf folgenden 3 verschiedenen Blattgenerationen zeigt die erste, 1—2 Primärblätter enthaltende, Blätter mit einer „Blattscheide", welche als Basis eines mit 2 langen schmalen Stipeln versehenen Hauptblattes anzusehen ist; die 2—4 Blätter der zweiten Generation sind an der Basis mit einer Stipula adnata mit Ligula ausgerüstet, welche sich als verschmolzen aus einem Paar freier Nebenblätter zu erkennen gibt, und die dritte Generation ist mit freien achselständigen Stipeln versehen, die durch Spaltung und Verschiebung aus der Ligula hervorgegangen sind. Letzteres lehrt auch der Verlauf der Gefässbündel, und ferner zeigt die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung, dass die Stipula axillaris in frühester Jugend in der Tat aus der Blattbasis ihren Ursprung nimmt. Die Untersuchungen von Glück stellten zugleich fest, dass in phylogenetischer Hinsicht die Stipulae laterales den ältesten, die St. adnatae den zweitältesten und die St. axillares den jüngsten Typus dieser Nebenblattbildungen repräsentieren.

In ökologischer Beziehung können nach Glück die Stipeln als Schutzorgane, als Reservestoffspeicher und als Assimilationsorgane fungieren. Die zum Schutze junger, im Wachstum begriffener Pflanzenteile dienenden sind farblos oder weisslich, zarthäutig und deshalb an älteren Blättern nicht mehr oder nur noch in Rudimenten sichtbar; in diese Kategorie gehört die in der Gattung *Potamogeton* häufige offene Stipula axillaris. Die Stipula adnata von *P. pectinatus* und *P. filiformis* versieht in der Jugend eine schützende Funktion für den Vegetationspunkt, im ausgewachsenen Zustand besitzt sie chlorophyllhaltiges Gewebe und dient der Assimilation. Die axillären Stipeln von *P. obtusifolius*, *P. pusillus*, *P. acutifolius* u. a. dienen als Knospenschutz an den überwinternden Sprossen; ihre Blattspreiten werden nur $^1/_4$—$^1/_2$ mal so lang wie die von normalen Laubblättern, und eine besondere Verstärkung des Knospenschutzes wird noch dadurch erreicht, dass die Stipeln am Rande nach innen zu umgeklappt sind (Fig. 236). In anderen Fällen (*P. lucens*, *P. perfoliatus*, *P. alpinus*, *P. fluitans* u. a.) sind die Stipulargebilde an den Winterknospen der ihnen zukommenden Funktion in vollkommener Weise dadurch angepasst, dass bei ihnen die Entwickelung einer Blattspreite unterbleibt; hier kommt ihnen auch noch die Aufgabe der Reservestoffspeicherung zu, da in dem Parenchym reichliche Stärke enthalten ist. Im Knospenzustand greifen die Stipeln mit ihren freien Rändern übereinander und umgeben als geschlossene tutenförmige Gebilde alle jüngeren Blatteile. Endlich fällt gewissen Stipeln vorwiegend der Schutz von Blüten und Blütenständen in deren unentwickeltem Zustande zu; so ohne Zweifel den seitlichen freien Nebenblättern von *P. densus*, ferner den 2 nahezu gegenständigen Stipulae adnatae

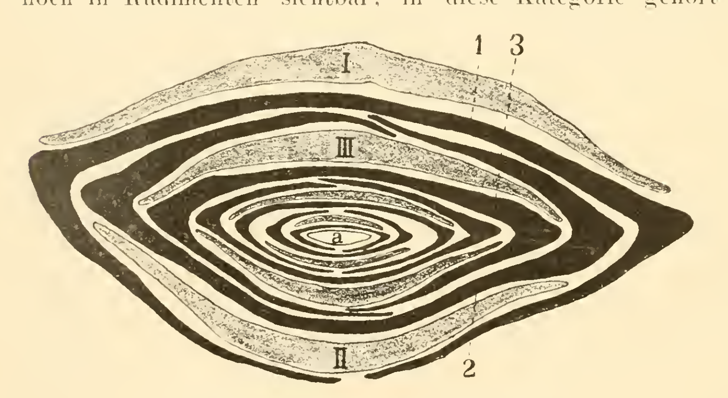


Fig. 236. *Potamogeton obtusifolius*. Querschnitt durch eine Winterknospe.
1—3 (schwarz gezeichnet) die äusseren Knospenblätter; I—III (grau) ihre zugehörigen Nebenblätter; a Sprossachse. Die Squamulae intravaginales sind weggelassen. 21 : 1. (Nach Glück.)

des Blütenstandes von *P. pectinatus*, deren freie Ränder übereinander greifen und dadurch eine sackartige Hülle für den Blütenstand bilden. Stipulae axillares treten als Schutzorgane des Blütenstandes bei allen Arten auf, deren Laubblätter dieselben Bildungen zeigen; die zwei obersten Laubblätter sind dann durch ein so kurzes Internodium von einander getrennt, dass sie fast gegenständig erscheinen, ihre Stipeln bilden eine sackartige Hülle, welche den Blütenstand in seiner Jugend vollkommen einschliesst; sie pflegen kräftiger, dicker und breiter zu sein, als die der gewöhnlichen Laubblätter, und nicht selten ist die Spreite solcher Blätter mit Blütenschutz-Stipeln mehr oder minder stark reduziert.

Achselschüppchen (squamulae intravaginales, wie sie Irmisch (83) nannte) sind, wie bei den *Najadaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Juncaginaceae*, *Alismataceae* und *Butomaceae*, auch bei den *Potamogetonaceae* zu finden und zwar ganz durchgreifend bei allen Arten. Die Squamulae intravaginales sind schuppenförmige bis fast haarförmige Bildungen in verschiedener Zahl am Grunde innerhalb der Nebenblätter, also zwischen dem Nebenblatt und dem Stengel. Bei einer Reihe von Arten finden sich nur 2, bei anderen steigt die Zahl bis 10, mitunter stehen sie rings um den Stengel oder, wenn nur wenige vorhanden sind, beiderseits neben der Mittellinie des Blattes (Fig. 237).

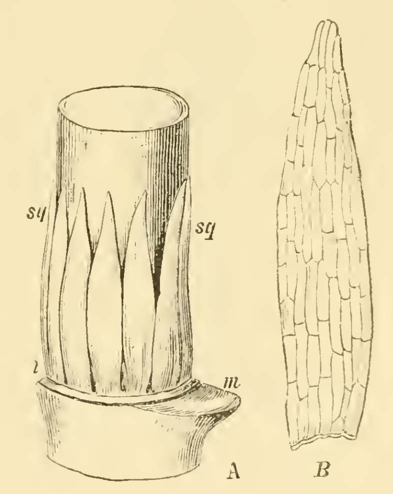


Fig. 237. *Potamogeton perfoliatus.* A Stengelknoten nach Entfernung des Blattes; i Insertionslinie, m Mittelnerv des Blattes, sq Achselschüppchen; B ein Achselschüppchen, stärker vergrössert. (Nach Ascherson.)

Über Bau und Funktion der Squamulae intravaginales gibt Schilling (146, S. 337) Aufschlüsse. Sie gehen aus kleinen Zellgruppen am Grunde der Blätter hervor, bestehen aus 2 Zellschichten und besitzen zunächst eine dünne Cuticula. Sehr bald aber beginnt sie sich von der Zelloberhaut loszulösen und durch Umwandlung dieser in Schleim bildet sich zwischen ihnen eine dicke Schleimschicht. Die zarte Cuticula platzt dann auf und der Schleim tritt aus, die jungen Blatt- und Stengelorgane ganz mit einem Schleimmantel überziehend. Diese Schleimbildung, die man bei den Wasserpflanzen der verschiedensten Familien antrifft, ist auch bei den *Potamogetonaceae* (hier zuerst von Irmisch 84, S. 133, beschrieben) sehr verbreitet. Über den Nutzen dieser Schleimabsonderungen gehen die Ansichten der verschiedenen Forscher sehr auseinander. Während Stahl (178) ihre Hauptaufgabe in dem Schutze der jungen Organe gegen Tierfrass und gegen die Ansiedelung von Algen sieht, hält sie Goebel (54) für ein Mittel, die langsame Wasserverschiebung im Innern zu ermöglichen. Schilling (146, S. 351 ff.) weist durch Versuche nach, dass die Schleimschicht für die Lösungen mancher Salze und Farbstoffe vollständig undurchlässig ist, hält also den Schleimmantel für eine Schutzschicht gegen die direkte Berührung der zarten Zellen mit dem Wasser für die Zeit bis die Cuticula völlig ausgebildet ist und nun den Schutz gegen das unerwünschte Ein- oder Austreten von Lösungen übernimmt.

Die Blütenstände der *Potamogeton*-Arten sind sämtlich endständig, ihnen gehen, wie oben erwähnt, fast stets 2 genäherte, mitunter in ihrer Gestalt von den unteren abweichende Laubblätter voran, die öfter mit verbreitertem Grunde oder mit Nebenblattgebilden den noch unentwickelten Blütenstand umfassen. In der Achsel beider Laubblätter befinden sich Knospen, von denen die des oberen

Blattes meist die kräftigere und auch meist die am ersten austreibende ist. In der Regel kommen beide Knospen zur Entwicklung, selten (bei einigen Arten ziemlich häufig) nur die oberste. Im letzteren Falle wird der Blütenstand einseitig übergipfelt und zur Seite gedrängt, so dass der achselständige Spross scheinbar die direkte Fortsetzung des Stengels darstellt und der Blütenstand seitenständig in der Achsel des unteren Blattes erscheint. Die Knospe in der Achsel dieses Blattes bleibt dann unentwickelt und kann später nach Abtrennung des blütentragenden Stengels zum Überwinterungs- oder Vermehrungsspross werden. Treiben beide Sprosse aus, so ist der obere der geförderte, was sich schon z. B. darin bemerkbar macht, dass am obersten oft schon das zweite Blatt ein Laubblatt ist, am andern aber fast stets erst das dritte. Bei den Arten mit schwimmenden oberen Blättern werden die Blütenstände durch diese mit guten Schwimmeinrichtungen versehenen Blätter über das Wasser gehoben.

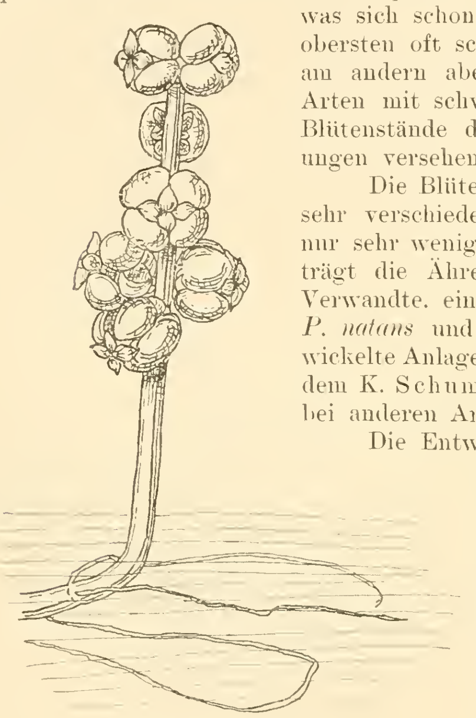


Fig. 238. *P. crispus.*
Blütenstand im weiblichen Stadium.
(Nach einem Original von A. v. Kerner.)

Die Blütenstände (Fig. 238) sind echte Ähren von sehr verschiedener Blütenzahl: während einige Arten nur sehr wenige Blüten erzeugen (*P. densus* oft nur 2), trägt die Ähre anderer Arten, z. B. *P. natans* und Verwandte, eine grosse Zahl. Bei einigen Arten, z. B. *P. natans* und *P. crispus,* sind bereits im Mai entwickelte Anlagen vorhanden, welche nach Hegelmaier, dem K. Schumann (149, S. 132) zustimmt, überwintern, bei anderen Arten erscheinen sie viel später.

Die Entwickelungsgeschichte ist namentlich von K. Schumann (149) eingehend untersucht worden. Bei manchen Arten (z. B. *P. perfoliatus*) schliesst die Ähre mit einem freien Achsenende ab, an dessen Grunde sich noch oft rudimentäre Blütenanlagen finden, bei vielen anderen Arten ist eine Endblüte vorhanden, die aber dann allerlei Abänderungen unterliegt. Oft schwanken bei ihr die Zahlverhältnisse, indem eine Vergrösserung der Anzahl der Blütenglieder eintritt, oft auch zeigen sich an ihr Missbildungen und Verbildungen aller Art, mitunter fehlen die Karpelle, auch die Staubblätter, oder sie kann auf einen kleinen trichterförmigen Körper reduziert bleiben. Die Blütenorgane sind nach K. Schumann mit geringen Ausnahmen zyklisch gestellt.

Die Blüten besitzen 4 Staubblätter mit perigonblattähnlichen rückenständigen Anhängseln des Mittelbandes, welche die Staubbeutel überragen (Fig. 239). Die länglichen Staubbeutelhälften springen seitlich auf und entlassen den völlig kugelrunden Pollen (Lidforss **121**) erst längere Zeit nach dem Beginne der Empfängnisfähigkeit der Narben; die Blüten sind also mehr oder weniger ausgeprägt protogyn. Das seitliche Aufspringen der Antheren geschieht nach Vaucher (187, IV, S. 227), weil ihre genau an die Basis des sie berührenden Fruchtknotens angelegte Vorderseite nicht würde ausstreuen können. Die vier Fruchtknoten wechseln mit den Staubblättern ab, sind ziemlich kurz und tragen je eine ziemlich kurze dicke Narbe, die aber verhältnismässig lange Narbenpapillen besitzt. Letztere sind, wie bemerkt, zur Zeit der Öffnung der Antheren meist bereits verwelkt. Im ersten weiblichen Stadium sind die perigon-

blattartig verbreiterten Staubbeutel noch ganz fest an den Fruchtknoten angelegt und erst später beim Reifen der Staubbeutel spreizen sie weit (vgl. Fig. 239). Im Diagramm stehen die Staubblätter orthogonal, je eines der Ährenachse ab und zugewendet, die beiden andern, die nach Hegelmaier (78) entwickelungsgeschichtlich eher entstehen als das vordere und hintere, stehen seitlich. Die Fruchtblätter stehen also diagonal (49). Das perigonblattähnliche Anhängsel der Staubblätter erscheint nach Hegelmaier bei der Entwickelung eher als die Staubbeutelhälften, es wurde deshalb früher allgemein für ein Perigonblatt gehalten, dem das Staubblatt angewachsen ist, und tatsächlich hat es auch das Aussehen eines solchen.

Die Bestäubung geht normalerweise so vor sich, dass der Blütenstaub durch den Wind übertragen wird; bei einer Reihe von Arten sind die Staubblattanhängsel mehr oder weniger muschelartig gewölbt, die grösste Menge des Pollens wird daher, wenn er bei ruhigem windstillem Wetter ausfällt, in dem nach unten stehenden Anhängsel aufgefangen, wo er leidlich geschützt liegen bleibt und vom nächsten Windstoss von dannen geführt wird. Ohne diese Einrichtung würde er ins Wasser fallen und verkommen. Die vollständig kugelrunde Gestalt und die auffallende Glätte der Pollenkörner erleichtert ihr Ausfliegen nach jeder beliebigen Richtung. Ausserdem kommen aber noch andere

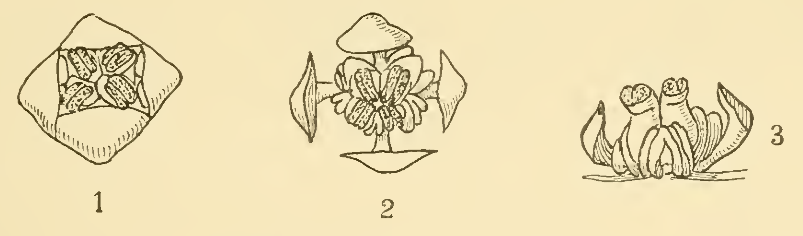


Fig. 239. *Potamogeton lucens.* Blüten.
1 weiblicher Zustand; 2 und 3 männlicher Zustand. 1, 2 von oben. (2 zeigt das untere Konnektiv bereit, den herabfallenden Pollen aufzunehmen.) 3 von der Seite, nach Entfernung eines Konnektivs. 6 : 1. (Orig. K.)

Formen der Pollenübertragung vor. Bei einigen Arten, z. B. *P. crispus* und *P. densus*, sowie bei den schmalblättrigen Arten sind nach Raunkiär (154 S. 92, ff.) die Blüten nicht so stark protogynisch, wie die der anderen Arten, die Narbenpapillen sind noch frisch, wenn das Ausstäuben der Antheren beginnt, so dass also hier vielleicht Selbstbestäubung stattfinden kann. Nach demselben Schriftsteller findet bei *P. densus* z. B. anscheinend auch Bestäubung auf dem Wasser statt, denn er sah den Pollen in Menge um die Ähren herum auf dem Wasser schwimmen, auf diese Weise mit den Narben in Berührung kommen und an ihnen festhaften. Auch bei Arten mit entfernten Blütenwirteln sieht man die blühenden Teile gerade an der Wasseroberfläche. Endlich kann, ebenfalls nach Raunkiär, die Bestäubung mit Hilfe der Schnecken vor sich gehen, namentlich bei den schmalblättrigen Arten mit Ähren am Wasserspiegel, aber auch bei breitblättrigen Arten. Raunkiär sah oft kleine Schalenschnecken *(Succinea)* ringsum mit Pollen behaftet zwischen den aufgesprungenen Blüten umherkriechen und sowohl die Staubbeutel als die Narben berühren.

Über das Vorkommen kleistogamischer Blüten, bezw. überhaupt die Befruchtung unter Wasser, sind die Meinungen der Schriftsteller sehr geteilt. Raunkiär z. B. hält alle Angaben über das Blühen unter Wasser für sehr mit Vorsicht zu gebrauchen und keine davon für sicher, wenn er auch die Möglichkeit keineswegs in Abrede stellt, da ja die verwandten Gattungen *Ruppia* und *Zanni-*

chellia zweifellos unter Wasser blühen können. Ob eine etwa der von *Zannichellia* entsprechende Befruchtung bei *Potamogeton* vorkommt, ob also der Pollen ins Wasser hinein entlassen wird, und durch dasselbe verbreitet werden kann, scheint auch mir einigermassen zweifelhaft, dass aber bei einer Reihe von Arten eine kleistogamische Befruchtung unter Wasser erfolgen kann, halte ich nach meinen Beobachtungen für positiv sicher. Am häufigsten beobachtete ich so *P. pectinatus* und *P. pusillus*. Wenn bei dem Vorkommen erstgenannter Art in dem fast stets bewegten Wasser der Buchten der Ostseeküste, wo ich die Pflanze meist gar nicht bis an die unmittelbare Oberfläche des Wassers wachsen sah, die Möglichkeit nicht ausgeschlossen erscheint, dass an irgend einem ganz ruhigen Tage die Blüten an der Wasseroberfläche erscheinen, so spricht doch die gleichmässige und massenhafte Ausbildung der Früchte an manchen Formen ebensowenig für die Notwendigkeit des Auftauchens aus dem Wasser, als die starke Verlängerung der schlaffen zugfesten Ährenachse. In vielen Fällen ist aber an ein Auftauchen aus dem Wasser gar nicht zu denken, schon in starkströmendem Wasser, wo oft grosse flutende Massen zu sehen sind und an jedem in die Oberfläche eingetauchten Hindernis das Wasser hoch aufwellt und mit starker Gewalt dagegen drückt, erscheint ein Aufsteigen der zarten Teile an die Luft rein mechanisch unmöglich. Ich beobachtete auch auf weiten Strecken an solchen Orten oft nicht eine Blüte an der Wasseroberfläche trotz reichlicher Blüten- und Fruchtbildung und schöner Witterung. Ganz ausgeschlossen ist aber das Auftauchen unterhalb von Wehren und fallendem Wasser. Bei Pflanzen an solchen Orten zeigt schon die ganze Tracht oft, dass die Pflanze gar nicht den Versuch macht, die Blüten zu erheben. Die vollentwickelten, aber mit stets geschlossenen Blüten besetzten Blütenstände waren derartig von verhältnismässig stark verlängerten Trieben mit jugendlichen Blütenanlagen übergipfelt, dass sie sich tief im Wasser befanden. Zweifellos beobachtet habe ich das Unterwasserblühen ausser bei den genannten Arten bei *P. perfoliatus* und *P. praelongus*, wahrscheinlich schien es mir noch an *P. lucens*, *P. densus* (und *P. natans*?), auch das Verhalten von *P. crispus* deutete mir öfter darauf hin. Nicht zu leugnen ist allerdings auch die von mehreren Schriftstellern erwähnte Erscheinung, dass die *Potamogeten* in stark fliessendem Wasser oft wenig Früchte ausbilden.

Nach vollzogener Befruchtung tauchen die Blütenstände bei allen Arten in das Wasser zurück und zwar finden wir für das Auf- und Untertauchen verschiedenartige Einrichtungen. Die sicherste Vorrichtung dazu ist das Vorhandensein von Schwimmblättern, die, wie bereits oben bemerkt, oft mit ausserordentlich guten Schwimmvorrichtungen versehen sind. Diese das umgebende Wasser mehr oder weniger deckenden Blattflächen verhindern auch zugleich den Anprall kleiner Wellen gegen den Blütenstand, der also relativ gut geschützt ist. Die Blütenstiele selbst sind bei fast allen, besonders den kräftigeren Arten sehr stark mit Lufträumen durchsetzt, daher spezifisch sehr leicht. Das Untertauchen der fruchtenden Blütenstände geht bei diesen Gruppen meist so vor sich, dass der Blütenstandsstiel sich abwärts krümmt. Bei den meisten Arten, denen ohne Schwimmblätter, werden die Blütenstände zunächst durch die oberen sehr luftführenden Stengelteile und die Blätter bis in die Nähe der Wasseroberfläche gezogen und strecken dann durch Verlängerung des Stieles die Blüten übers Wasser. Die neuentstandenen Seitentriebe unterhalb des Fortsetzungssprosses verlängern sich nach Beendigung der Blüte, streben also aufwärts und drängen dadurch alle älteren Teile, auch die Blütenstände in das Wasser zurück.

Die Früchte der meisten Arten vermögen nicht oder nur kurze Zeit zu schwimmen, ausgenommen die von *P. natans* und Verwandten, die ein längeres

Schwimmvermögen besitzen. Die meisten der schwereren Früchte werden durch abgelöste Laubzweige, an denen die Früchte bei manchen Arten sehr lange sitzen bleiben, verbreitet, sie lösen sich meist erst bei der Zersetzung der Ährenachse von derselben und sinken dann unter. Im Dezember und Januar fand ich noch zahlreiche Früchte von mehreren Arten festsitzend und mit Laubzweigen treibend. Guppy (75) beobachtete, dass die Früchte z. B. von *P. natans* von Vögeln gefressen wurden und unverdaut durch sie hindurch gingen, so also durch diese Tiere verschleppt würden. Hochreutiner (84) bemerkt, dass die Früchte auch häufig von Fischen gefressen werden und mit unverletzten Samen den Darmkanal passierten (vgl. *P. polygonifolius*). Dass die Samen auch oft durch Schlamm, der an den Wasservögeln u. ä. haften bleibt, verbreitet werden, wie Raunkiär angibt, erscheint einleuchtend.

Die Früchte (Fig. 240) sind Steinfrüchte (114, 122), denn die Fruchtschale besteht aus einer äusseren mehr oder weniger fleischigen oder krautigen und einer inneren holzigen Schicht. In der parenchymatischen äusseren Schicht befinden sich grössere oder kleinere Luftkammern, die das spezifische Gewicht der Früchte bestimmen, am grössten sind sie bei *P. natans*. Die harte holzige Schicht besteht aus Steinzellen, die bei den verschiedenen Arten oft verschieden stark verdickt sind. Die innerste Zellschicht besteht aus mehr in der Längsrichtung der Frucht gestreckten Zellen. Der einzige aus der stets einzigen Samenanlage entstehende Samen sitzt ziemlich lose in der Frucht, ebenso löst sich die dünne Samenhaut leicht vom Samen. Ein Nährgewebe ist nicht vorhanden, der Embryo füllt den Samen ganz aus, er ist stets hakenförmig gekrümmt. Der Kotyledon ist stark entwickelt und macht einen grossen Teil des Embryo aus, er ist mehr oder weniger stark gegen das hypokotyle Glied hakenförmig zurückgekrümmt, selten (nicht bei mitteleuropäischen Arten) ist er spiralig eingerollt. Das hypokotyle Glied kommt an Raum-

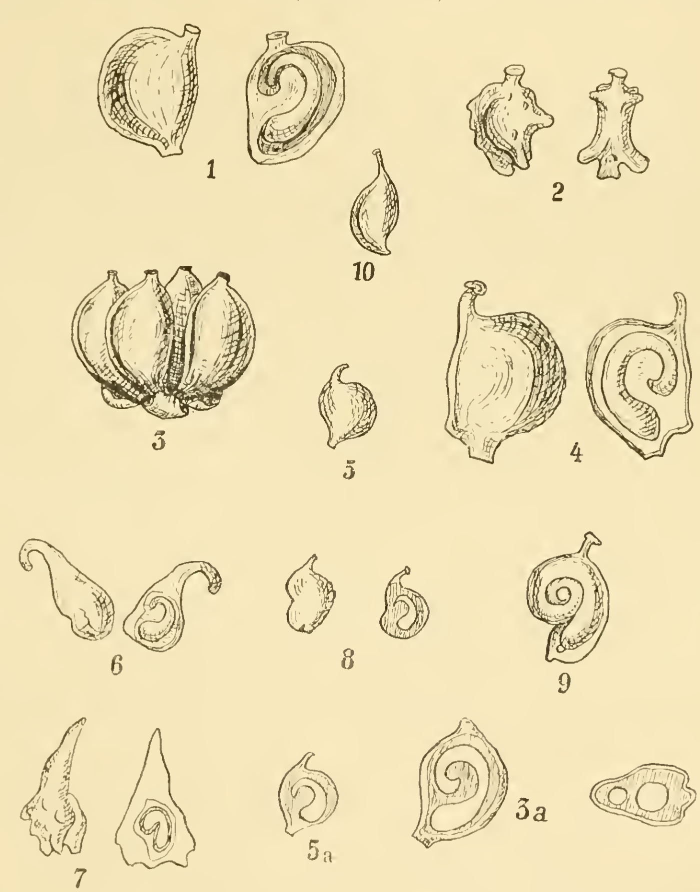


Fig. 240. *Potamogeton*. Früchtchen.
1 P. pectinatus L.; 2 P. trichoides Cham., var. condylocarpus (Tausch); 3, 3a P. lucens L.; 4 P. acutifolius Lk.; 5, 5a P. gramineus L.; 6 P. crispus L.; 7 var. macrorrhynchus (Gandog.); 8 P. Zizii M. u. K.; 9 P. densus L.; 10 P. alpinus Balb.

inhalt dem Keimblatt mindestens gleich. Wie bei der Besprechung der Keimung (oben S. 403, Fig. 227) erwähnt, entspringt das Würzelchen aus dem verdickten Grunde des hypokotylen Gliedes (40). Über die Samendeckel vgl. die Arten.

Die Keimfähigkeit der Samen ist sehr verschieden, während einige sofort keimten, blieben andere sehr lange liegen, so z. B. die von *P. natans* bis mehrere Jahre. Früchte von *P. crispus* und *P. polygonifolius* (vgl. diese) keimten, wenn der Steinkern verletzt war, viel schneller und besser, die der letzteren Art, wenn sie den Darmkanal von Fischen passiert hatten.

Die systematische Bewertung der Merkmale und die natürliche Abgrenzung der Gruppen bei *Potamogeton* ist einigermassen strittig. Neuerdings hat Raunkiär (**154**, S. 108) auf Grund namentlich anatomischer Befunde ein neues System der Gattung aufgestellt, indem er sie in 2 grosse Unterabteilungen zerlegt. Die eine besteht aus *Coleogeton*, nämlich *P. pectinatus* und *P. filiformis*, dem alle übrigen als *Eupotamogeton* entgegengestellt werden. *Eupotamogeton* zerfällt dann in 8 gleichartig neben einander gestellte „Gruppen", die nach einer Charakterart genannt werden und zwar nach *P. perfoliatus*, *P. lucens* (hierzu gehört noch *P. gramineus!*), *P. polygonifolius* (mit *P. alpinus* und *P. coloratus*), *P. natans*, *P. densus*, *P. crispus* (letztere 3 nur 1 Art), *P. zosterifolius* (*P. acutifolius*) und *P. pusillus* (*P. obtusifolius*, *P. mucronatus*, *P. trichoides*, *P. rutilus*). Mir erscheint diese Einteilung wenig natürlich und auch dem ökologischen Verhalten der Arten wenig entsprechend. *P. densus* erscheint in seiner ganzen Tracht und seinen morphologischen Merkmalen so abweichend, dass das Vorhandensein einer Blattscheide bei der *Coleogeton*-Gruppe nicht höher bewertet werden kann. Dies Merkmal scheint umsoweniger geeignet, stark in die Wage zu fallen, als es nicht schwer ist, auch an den übrigen Arten, namentlich an Übergangsblättern Fälle zu finden, bei denen Blattscheide und Nebenblatt mehr oder weniger weit mit einander verbunden sind, der Blattgrund also scheidig ist. Ich möchte es deshalb vorziehen, bei dieser ökologischen Darstellung die frühere, auch in der Synopsis der mitteleuropäischen Flora angewandte Einteilung beizubehalten, da sie mir natürlicher erscheint. Die erste Gruppe wäre demnach die

1. Sektion. *Heterophylli* Koch erw.

Die Gruppe hat ihren Namen daher, dass Koch ursprünglich in ihr die Arten zusammenfasste, die untergetauchte und von diesen verschiedene schwimmende Blätter besitzen. Da dies aber weder ein gutes systematisches Merkmal ist, denn wohl sämtliche Arten mit Schwimmblättern finden sich gelegentlich ohne solche, noch auch eine natürliche ökologische Gruppe ganz umfasst, sind in ihr jetzt ausser denen mit Schwimmblättern auch die sämtlichen grösseren Arten mit deutlich abwechselnden entfernten (höchstens oben zu 2 genäherten), oben niemals linealischen Blättern, stielrundem oder fast stielrundem Stengel und ganz getrennten, nicht am Grunde verbundenen Früchtchen zusammengefasst. Ausserdem ist diese Gruppe durch das stete Vorhandensein der Nebenblätter und durch die genäherten zahlreichen Quernerven in den Blättern ausgezeichnet.

Die weitere Einteilung der *Heterophylli* soll hier so geschehen, dass möglichst die sich ökologisch ziemlich gleichartig oder ähnlich zeigenden Arten zusammen besprochen werden sollen. Von den Arten mit bis zum ersten Blütenstande ganz oder fast ganz unverzweigten Laubtrieben, die entweder binsenartige, pfriemliche untergetauchte (*P. natans*), oder breitere, dann aber stets

deutlich (nicht geflügelt) gestielte, mit deutlichem Mittelstreifnetz (vgl. S. 412) versehene untergetauchte Blätter und fast stets entwickelte Schwimmblätter haben, soll *P. natans* für sich besprochen werden, dafür aber die ökologisch in vieler Beziehung ähnlichen *P. polygonifolius*, *P. fluitans* und *P. coloratus* zusammengefasst werden. *P. natans* ist von den übrigen durch die pfriemlichen, zur Blütezeit meist ganz abgestorbenen untergetauchten Blätter sehr leicht zu unterscheiden, die übrigen Arten haben mehr oder weniger verbreiterte flache untergetauchte Blätter.

Die zweite wichtige Gruppe der *Heterophylli* umfasst die Arten mit sitzenden oder fast sitzenden (dann in einen ganz kurzen, nicht 1 cm langen, geflügelten Stiel verschmälerten) untergetauchten Blättern, und meist fehlenden Schwimmblättern. Als erste etwas gesondert stehende Art ist hier zu erwähnen *P. alpinus* mit häufig ausgebildeten Schwimmblättern, unterwärts (bis zum ersten Blütenstande) meist nicht verzweigten Stengeln, am Grunde keilförmig verschmälerten, stets ganz sitzenden Blättern und nach der Spitze zu nicht deutlich verdickten Ährenstielen. Eine Gesamtart bilden dann *P. perfoliatus* und *P. praelongus* mit stengelumfassenden Blättern, stets fehlenden Schwimmblättern und meist sehr ästigen Stengeln.

Die übrigen Artengruppen besitzen zum Unterschiede von den 3 vorigen einen oberwärts deutlich verdickten Ährenstiel, der dicker als der Stengel ist. Hier sind wieder 2 sehr natürliche Gruppen zu unterscheiden, deren erste durch *P. lucens* und *P. Zizii*, die zweite durch *P. gramineus* und *P. nitens* gebildet wird. Bei den beiden ersteren sind die Blätter alle in einen deutlich geflügelten Stiel verschmälert, fast stets alle untergetaucht und haben ein undeutliches Mittelstreifnetz; *P. gramineus* und *P. nitens* haben sitzende untere untergetauchte Blätter mit deutlichem Mittelstreifnetz.

Die Verwandtschaftsverhältnisse der *Heterophylli* und die Stellung dieser Gruppe innerhalb der Gattung wird erst verständlich, wenn man die aussereuropäischen, namentlich die amerikanischen und asiatischen Arten mit in Betracht zieht. Unsere Arten sind sämtlich mehr oder weniger kräftige Arten; es finden sich aber von unseren bis zu kleinen Formen deren untergetauchte Blätter wie zarte *P. pusillus*-Formen aussehen, alle Übergänge, und bei der reichen Formenentwickelung sowohl der *P. natans*, als der *P. polygonifolius* und *P. fluitans* verwandten Formen scheint die Gruppe *Heterophylli* eine ausserordentlich wichtige Rolle beim phylogenetischen Aufbau der ganzen Gattung zu spielen. Aus ihr lassen sich zwanglos sowohl die *Chloëphylli* als die Gruppe *Coleogeton* ableiten.

1. Potamogeton natans L.

Potamogeton natans ist eine unserer häufigsten, wenn nicht die häufigste *Potamogeton*-Art des Gebietes. Sie ist auch wenig wählerisch in bezug auf den Standort, man findet sie sowohl in fliessendem als in stehendem Wasser, in Gewässern mit viel und solchen mit verhältnismässig wenig Nährstoffen, ja die Art scheint der einzige Vertreter zu sein, der ziemlich unempfindlich gegen starke Beschmutzung des Wassers durch organische Stoffe, selbst bis zu gewissem Grade durch tierische Flüssigkeiten ist. Im Gebiet ist *P. natans* überall in der Ebene verbreitet, nimmt aber nach dem südlichen Europa, dem Mittelmeergebiet zu ab und steigt in den Alpen bis über 1000 m hoch auf. Ausserhalb Europas ist *P. natans* in den gemässigten und subtropischen Zonen beider Hemisphären verbreitet. In bezug auf die Wassertiefe ist *P. natans* auch ziemlich wenig an bestimmte Zonen gebunden, denn wenn er auch vorzugsweise in Gewässern von einigen Metern Tiefe sich der oben erwähnten *Potamogeton*-Zone anschliesst,



Fig. 241. *Potamogeton natans.*

1 Habitusbild; U binsenförmiges untergetauchtes Blatt; U' Übergangsblatt; S Schwimmblatt; N Nebenblätter. 1 : 1 (Nach Reichenbach.) 2 var. ovalifolius Fieber; 3 var. pygmaea Gaud.; 4 var. terrester ABr.; 5 var. prolixus Koch; 6 Schwimmblatt von var. sparganiifolius Almq. (Orig.)

so erträgt er doch von allen *Potamogeten*, ausgenommen vielleicht *P. gramineus* und *P. perfoliatus* var. *pseudodensus*, am besten flaches Wasser und ist deshalb auch ein Hauptbegleiter der Rohrgraszone. So ist er häufig in Begleitung von *Phragmites, Scirpus lacustris* und *S. Tabernaemontani, Typha*-Arten etc., an Ufern grösserer Gewässer zu finden. Gleichfalls sehr häufig tritt *P. natans* in flachen und kleineren Gewässern auf, sowohl in stehenden als in fliessenden, in Gesellschaft von *Ranunculus-(Batrachium-)*Arten, *Alisma, Ranunculus flammula, Sparganium ramosum* und *S. simplex, Sagittaria, Butomus, Glyceria fluitans, Scirpus paluster, Acorus calamus, Calla palustris, Sium latifolium* u. a., oft wie der später zu besprechende *P. gramineus*, die seichten mitunter nur schlammigen Mulden zwischen diesen Gewächsen ausfüllend. *P. natans* verträgt ausnehmend viel Schatten und ist deshalb nicht selten, mitunter als fast der einzige Bewohner des Wassergrundes in Erlenbrüchen anzutreffen. Wie bemerkt, vermag die Art auf Schlammboden zu vegetieren, ein starkes Austrocknen verträgt sie indessen nicht und dadurch unterscheidet sie sich in ihrem Vorkommen sehr wesentlich von *P. gramineus*. Durch zeitweises länger andauerndes Trockenlegen von Wiesengräben u. ä. verschwindet der mitunter ja alles ausfüllende *P. natans* überraschend schnell.

Im ganzen kriechen die Grundachsen des *P. natans* ziemlich flach, je nach der Festigkeit der Bodenart von wenigen cm bis zu etwa 2 dm. Die Grundachsen sind ziemlich dünn, nicht sehr viel dicker als der Stengel, auch sind sie an dem Stengelknoten nicht oder nur wenig eingeschnürt (vgl. Fig. 229 S. 406). Die Wurzeln stehen, wie bei fast allen *Potamogeton*-Arten, quirlförmig an der Grundachse, und zwar zahlreich am Blatt 1 und 2, weniger an 3 jedes Sprosses; bei tiefkriechender Grundachse kommt auch das 4. Blatt (selten auch noch 5. oder gar 6.) im Erdboden bezw. gerade an dessen Oberfläche zur Entwickelung, dann findet sich auch an diesem Stengelknoten ein meist vollständiger Kranz von Wurzeln, den ich besonders an Exemplaren in fliessendem Wasser (wohl zur Erhöhung der mechanischen Festigkeit) kräftig entwickelt fand. Die Reservesprosse jeder Generation kommen während der sommerlichen Vegetationsperiode besonders bei lockerem Stande meist sehr ausgiebig zur Entwickelung, während sie an den Herbsttrieben häufig im Zustande der Ruhe verharren.

Im anatomischen Bau ist die Grundachse eine der kräftigsten der Gattung. Der Zentralzylinder besteht meist aus etwa 12 auf dem Querschnitt eiförmigen bis länglichen Gefässbündeln, die ziemlich locker kreisförmig ins Mark eingebettet sind. Die umgebende Endodermis zeigt mehr oder weniger stark bis fast gar nicht verdickte Innenwände. Das ziemlich kräftig entwickelte Rindenparenchym ist von etwa 5 Kreisen von Luftgängen durchzogen, von denen der innerste der kleinste und der mittlere der grösste ist. Zwischen den Luftgängen finden sich meist 2, selten 1—3 Zellen starke Zwischenwände, auch nach der Endodermis und der Epidermis zu sind meist noch mehrere Zellen starke Parenchymlagen vorhanden.

Der Stengel ist meist in seinem unteren Teile bis zur Erzeugung des ersten Blütenstandes unverzweigt, dann teilt er sich oder behält auch dann scheinbar seine Ungeteiltheit bei, indem sich neben den Blütenständen immer nur 1 Fortsetzungsspross entwickelt, so dass das ganze Gebilde im Herbst den Eindruck eines einfachen Stengels mit seitenständigen Blüten hervorruft. Seine Länge ist sehr wechselnd, in tiefem Wasser wird er bis mehrere m lang, ebenso wechselt die Länge der Stengelglieder von wenigen mm bis zu einigen dm. — In seinem anatomischen Aufbau ist der Stengel von der Grundachse, wie im allgemeinen Teile bemerkt wurde, durch die dichtere Zusammendrängung der an Zahl verringerten Gefässbündel verschieden (Fig. 242). Das Mark wird dadurch stark reduziert, dafür wird das Rindengewebe umfangreicher und die Luftgänge grösser ohne

Verringerung der Zahl. Die Innen- und Seitenwände der Endodermis werden namentlich in stark strömendem Wasser dicker. Die Zwischenwände der Rinde werden dünner und bestehen meist nur noch aus 1—2 Zellagen. Die mechanischen Stränge in der Rinde, die im Rhizom nur ganz vereinzelt vorhanden sind, nehmen an Zahl beträchtlich zu, besonders bildet sich ein Kranz derselben unter der Epidermis, um deren Einreissen bei einseitigem Zuge zu verhindern. Die Stärke und Zahl dieser Stränge ist auch auffällig an den Standorten verschieden, am meisten ausgebildet sind sie in stark strömendem Wasser. Über den Gefässbündelverlauf vgl. S. 411 und 34. S. 282 ff. Je dünner die Seitentriebe sind, desto mehr nimmt auch die Zahl der den Stengel durchlaufenden Gefässbündel ab, in ganz schwachen Seitenzweigen sind oft nur deren 4 vorhanden.

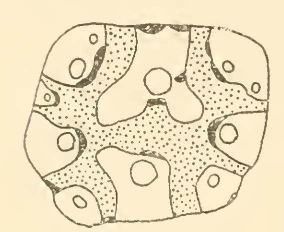


Fig. 242.
Potamogeton natans.
Querschnitt durch den Zentralzylinder.
Das Punktierte = Mark; das Schwarze = mechanisches Gewebe; das Weisse = Gefässbündel, in der Mitte mit Xylemgängen. 45 : 1. (Nach Raunkiär.)

Die Überwinterung und vegetative Vermehrung geschieht bei *P. natans* auf sehr mannigfache Art. Irmisch bespricht (88. S. 5 ff.) neben der oben für die Mehrzahl der Arten beschriebenen Form nur das Überwintern der jüngeren Grundachsenteile und der jüngeren Laubsprosse. Besondere Einrichtungen scheinen dabei nicht zu bestehen, eine Anschwellung ist nicht zu bemerken, die Hauptfortsetzungsknospe der Grundachse scheint mitunter gegen den Herbst kürzer zu bleiben und steckt bei winterlichen Exemplaren (Dezember) oft noch ganz unter dem 2. Blatte ihres Muttersprosses, während der als Laubspross entwickelte Spitzentrieb bereits ziemlich (verschieden) stark verlängert im Wasser flutet mit oberwärts etwas kurzen Stengelgliedern und sehr langen, sich und den Grund der Blätter fast scheidenartig umschliessenden, bis über 1 dm verlängerten Nebenblättern. Dieses zylindrische Gebilde trägt meist 2—6 linealische Blätter (Phyllodien) und bleibt bis zum Frühjahr unverändert, alsdann setzt der Spross sein Wachstum fort, wenn er nicht etwa abgerissen und fortgeführt wurde.

An den verlängerten Laubsprossen, die während des Sommers Schwimmblätter und Blüten entwickelt hatten, finden sich nun mehrere Einrichtungen, die nicht nur der Überwinterung, sondern auch zugleich ausgiebiger vegetativer Vermehrung dienen und die ich bisher in der Literatur nicht erwähnt finde. Diejenigen mit Schwimmblättern versehenen Triebe, deren Vegetationsspitze beim Eintritt des Winters noch genügend kräftig erscheint, nicht durch die Entwickelung zahlreicher Blüten- und Fruchtstände geschwächt ist, verlieren nach den ersten Frösten die Spreiten der schwimmenden Blätter, die der Fäulnis anheim fallen, während die Blattstiele, namentlich die jüngeren, grün erhalten bleiben. Der Spross sinkt dadurch mehr oder weniger tief unter Wasser, mitunter bis auf den Grund. Im letzteren Falle richtet sich die Spitze durch Krümmung der kurzen Stengelglieder in die Höhe (Fig. 243, 3). Die obersten Stengelglieder schwellen etwas an und es bilden sich öfter zu Wintersanfang, jedenfalls aber im Frühjahr, dort Wurzeln aus, die die Spitze verankern. Im Innern der Spitze eingeschlossen, in den auch hier verlängert scheidenartigen Nebenblättern, finden sich nun oft schon deutlich verlängerte und nur mit der Spitze hervorragende, spreitenlose Phyllodien, die in warmes Wasser gebracht, heranwachsen und aus den Blattachseln dann in der im allgemeinen Teil geschilderten Weise neue nach unten eindringende Grundachsen erzeugen. An denjenigen Sprossen nun, die sehr reichlich Blüten und Früchte erzeugt hatten, starben oft schon ziemlich frühzeitig alle oben genäherten Schwimmblätter und mit ihnen auch die Achsenspitze ab, so dass im Winter nur mehr die faulenden Reste zu finden sind.



Fig. 243. *Potamogeton natans.* Winterknospen.

1 Verkürzter Spross an absterbendem Laubtriebe mit Phyllodien; 2 Knospen am absterbenden Laubtriebe, erzeugen lange, schmale Phyllodien; 3 Endknospe eines Laubtriebes am Grunde des Gewässers, erzeugt (mitunter nach einem Übergangsblatte) im Frühjahr Phyllodien.

1 : 1. (Orig.)

Der grösste Teil der verlängerten Stengel bleibt aber erhalten und sinkt von der Wasseroberfläche zurück. Aus den in der Achsel der ja bereits zur Blütezeit des Sprosses absterbenden obersten untergetauchten Blätter (Phyllodien) stehenden Knospen (Fig. 243. 1) entsteht folgendes Sprossgebilde. Die Knospe erzeugt zunächst ein kleines schuppenartiges, der Achse zugewendetes Niederblatt, welches sich von denen der Grundachse nur durch die grüne Farbe unterscheidet. Ihm folgt dann meist noch ein Niederblatt mit einer öfter schon deutlichen Knospe in der Achsel. Die nächsten Blätter sind schon schmal linealisch, phyllodienartig und derb, die obersten fast bis 2 dm lang, gleichfalls mit derben, das ganze Gebilde fest umschliessenden Nebenblättern. Wurzeln wachsen aus diesen Brutsprossen erst im nächsten Frühjahr hervor.

Der soeben beschriebene Kurztrieb findet sich meist nur in einer, selten in mehreren der oberen Blattachseln der verlängerten Triebe. In der Achsel der übrigen abgestorbenen Blätter (anscheinend in allen, wenn nicht irgendwelche Störung erfolgt ist), sowohl der unter als auch der (wenigen) über den beblätterten Kurztrieben befindlichen, entstehen nun mitunter echte Brutknospen. Es sind dies kurze eiförmige, von 2 schuppenartigen durch ein kurzes Stengelglied getrennten Niederblättern geschützte spitzliche Gebilde. Ich beobachtete sie in grösserer Zahl nur einmal im Dezember an in ganz ruhigem Wasser bei etwa 1 m Tiefe kultivierten Exemplaren (Fig. 243. 2); früher habe ich sie einmal an im Winter am Grunewaldsee bei Berlin angetriebenen Stengeln gesehen. Im Frühjahr sprossen aus ihnen Wurzeln und pfriemliche Blätter hervor. Da die vorjährigen Laubstengel während des Winters fast ganz absterben, werden die drei erwähnten Spross- und Knospenformen im wesentlichen der Vermehrung dienen.

Die Blattstellung ist bei dieser Art nicht immer streng zweizeilig, wie bereits Irmisch bemerkte, sondern im Verlaufe eines Langtriebes ändert sie in der Weise ab, dass z. B. schon das 5. Blatt jedes Sprosses nicht genau über das dritte fällt, sondern etwas links davon steht; sodass also eine deutliche Neigung zur Spiralstellung zu erkennen ist. An der Spitze der Laubtriebe hört diese spiralige Anordnung aber sofort wieder auf, wenn z. B. die Blütenbildung aufgehört hat und sich nur schwimmende Blattrosetten bilden, die dann im Innern eine (oben beschriebene) Winterknospe erzeugen. Auch an allen seitliche horizontale Grundachsen treibenden Sprossen ist die Stellung wieder streng 2zeilig (vgl. *P. lucens*, bei dem die Ausbildung spiraliger Blattstellung viel ausgeprägter ist).

Die untergetauchten Blätter sind bis auf die obersten echte Phyllodien d. h. spreitenlose binsenähnliche Blätter (vgl. Fig. 241. 1 und Fig. 243) und dadurch ist die Art leicht von allen Verwandten zu unterscheiden. Diese binsenähnlichen Blätter überwintern z. T., z. T. entstehen sie im Frühjahr. Sie erreichen eine Länge von über 1/2 m und an den Standorten der Pflanze können sie oft grosse lebhaft grüne flutende Massen erzeugen. Wenn sich der Stengel der Wasseroberfläche nähert, bilden sich etwas breitere lanzettliche bis linealisch-lanzettliche Blätter, Übergangsformen zu den Schwimmblättern. Letztere sitzen (je nach der Tiefe und Strömungsstärke des Wassers) auf längeren oder kürzeren Stielen. Die Stiele sind meist halbstielrund und derb, etwas starr, oberseits etwas rinnig, an ihrem oberen Teile sind sie wieder etwas verdickt und heller gefärbt, an der Verdickung sitzt die am Grunde meist etwas herzförmige Spreite. Nach Raunkiär (**154**, S. 66) ist dies eine Einrichtung der Pflanze, die eine gewisse Anpassung an schwankenden Wasserstand ermöglicht, denn sinkt oder steigt das Wasser nach der Ausbildung des Blattes, so ändert sich naturgemäss der Winkel, den der Blattstiel mit der auf dem Wasser ruhenden Spreite bildet. Der steife Blattstiel selbst ist schwer biegsam und deshalb ändert sich mecha-

nisch in dem als Gelenk zu bezeichnenden parenchymatischen Polster der Winkel, und zwar während des Sommers beliebig oft. Im Herbst verliert sich die Fähigkeit der Bewegung ganz. Um bei der Winkeländerung Zerrungen oder Stauchungen an dem, wie bemerkt, meist etwas herzförmigen, also breit aufsitzendem Blattgrunde zu verhindern, ist der Blattgrund seitlich des Stieles in

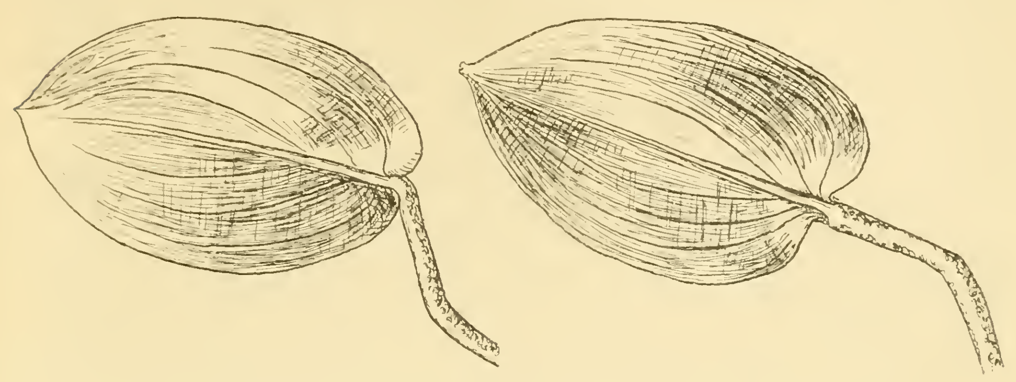


Fig. 244. *Potamogeton natans.* Gelenk am Blattstiel. Stellung bei steigendem und bei fallendem Wasserstande. 1 : 1. (Orig.)

2 meist öhrchenartige Falten vorgezogen, die sich bei jeder Bewegung etwas erhöhen oder abflachen (Fig. 244).

Die Blattspreite selbst ist mit vorzüglichen Schwimmvorrichtungen versehen (vgl. Fig. 233). Die ganze untere Hälfte des Querschnittes ist von grossen Luftkammern eingenommen, die nur durch eine Zelle dicke Wände getrennt sind. Dadurch wird ein sehr starker Auftrieb hervorgerufen und es ermöglicht, dass die untergetauchten pfriemlichen Stengelblätter absterben können, ohne dass der jetzt kahle Stengel mit den Schwimmblättern etwa durch die Strömung hinabgezogen wird. Sobald die älteren Schwimmblätter absterben und ihre Schwimmfähigkeit verlieren, werden sie in das Wasser hinabgezogen, und schliesslich im Herbst, wenn meist nach der ersten stärkeren Kälte die Schwimmblätter sich zersetzen, sinkt der ganze Stengel zu Boden und bildet die oben beschriebenen Überwinterungsformen.

Die Blätter sind in der Knospenlage eingerollt (vgl. S. 412), besitzen meist eine derb lederartige Konsistenz und sind bis auf die Nerven fast undurchsichtig. Der starke Mittelnerv springt unterseits meist kielartig vor, während die zahlreichen bogig verlaufenden seitlichen Längsnerven mit Ausnahme des Grundes fast ganz in dem Blattparenchym vorborgen erscheinen. Die Länge der Schwimmblätter übersteigt oft 1 dm und die Breite über die Hälfte davon.

Die Gestalt der Schwimmblätter ist äusserst veränderlich und zwar besonders nach der Geschwindigkeit der Wasserströmung. In sehr schnell fliessendem Wasser kommen sie mitunter überhaupt nicht zur Ausbildung und die dann nie blühenden Exemplare besitzen dauernd grüne Phyllodien. Kommen bei stärkerer Wasserbewegung doch Schwimmblätter zu stande, so sind sie auf stark verlängertem Stiele verhältnissmässig schmal und lang, dabei beiderseits verschmälert, bei einer Breite von meist nicht 3 cm sind sie über 1 dm lang (var. *prolixus* Koch). In schwächer fliessendem Wasser bleiben die Blattstiele erheblich kürzer und die Blattform nähert sich dem Oval (var. *ovalifolius* Fieber). In stehenden oder fast stehenden Gewässern bildet sich neben dem Typus (var. *vulgaris* Koch) mit etwa doppelt so langen als breiten Blättern noch eine sehr breitblättrige Form mit fast rundlichen, sehr breit eiförmigen

Blättern aus (var. *rotundifolius* Brébisson). Letztere Abart findet sich namentlich in ruhigen moorigen, sich im Sommer gewöhnlich verhältnismässig stark erwärmenden Gewässern. Die grösste Mehrzahl dieser Formen scheint lediglich durch Standortseinflüsse bedingt, unter gleichmässigen Bedingungen nehmen sie auch gleichartige Gestalt an, jedoch nicht immer; mehrfach beobachtete ich Formen, die auch in der Kultur vom Typus abweichend blieben. Eine solche ist z. B. die Rasse *sparganiifolius* Almq. mit meist wenigen schmallanzettlichen schwimmenden Blättern und zahlreichen Phyllodien, die dadurch ökologisch interessant erscheint, dass sie frisches strömendes Wasser verlangt. Ihre Früchte sind erheblich kleiner als bei der Art selbst.

Auffällig sind auch die auf dem Schlamm auftretenden Landformen (var. *terrester* A. Br.) Diese erzeugen gar keine Phyllodien, sondern aus der Grundachse entspringen sogleich die kurz gestielten, meist sehr derben Laubblätter. — Eine in Bezug auf ihre Lebensbedingungen näher zu untersuchende Form ist eine kleine Zwergpflanze mit nur 1,5 mm dickem Stengel und nur ca. 5 cm langen Schwimmblättern, wie sie sich mitunter in den nährstoffarmen Heidetümpeln findet.

Aus den Achseln des dem Blütenstande verausgehenden Blattpaares entwickelt sich, wie bereits oben bemerkt, fast stets nur der Zweig aus der obersten Knospe, während die des unteren Blattes meist im Knospenzustande verharrt. Dadurch wird der Blütenstand, wenigstens zuletzt, scheinbar seitenständig. Häufig ist gerade bei dieser Art das Zusammendrängen der beiden obersten Blätter sehr undeutlich, ja mitunter rücken sie beide weit, bis 3 cm weit von einander. Der obere Seitenspross trägt meist nur ein Vorblatt, dem dann bereits wieder oft die 2 einem weiteren Blütenstande voraufgehenden genäherten Blätter folgen, hin und wieder wird noch ein, selten mehrere Laubblätter zwischen dem schuppenähnlichen Blatte und den obersten Blättern eingeschoben. Nur gegen Ende des Jahres schliesst der Fortsetzungsspross, der neben dem obersten Blütenstande entspringt, nicht mit einer Blüte ab, sondern erzeugt eine Rosette von Laubblättern, die der Vermehrung und Überwinterung dienen (vgl. S. 427, Fig. 243).

Die Anlage der Blütenstände geschieht nach Hegelmaier (78) sehr früh, bereits Anfang Mai finden sich fast alle Stadien vor und H. nimmt deshalb an, dass die ersten Anlagen im Herbste angelegt werden und überwintern. K. Schumann stimmt ihm nach seinen Untersuchungen zu (149. S. 132).

Die Bestäubung (**32**, **102**, **154**) geht folgendermassen vor sich: Das Auftauchen der Blütenstände wird ausser durch die schwimmenden Blätter dadurch erreicht, dass die Luftgänge in den oberen Teilen des Stengels sich vergrössern. Die Ähren wachsen senkrecht in die Höhe. Zur Erreichung des Wasserspiegels sind die blütentragenden Sprosse auch bei höherem Wasserstande dadurch befähigt, dass alsdann die Stengel durch erhöhte Streckung wie auch durch Vermehrung ihrer Internodien sich bedeutend verlängern. Die Blüten entwickeln sich vom (Mai) Juni bis August (und mitunter auch später) und sind in 3-(selten 4-) gliedrigen Wirteln zu einer bis 8 cm langen, auf einem bis 1 dm langen schlanken Stiel stehenden Ähre in grosser Anzahl (nach Knuth etwa zu 50) und dicht gedrängt (bei einer selten beobachteten Spielart in einzelnen ca. 3 mm von einander entfernten Quirlen) angeordnet. Sie zeigen eine grünliche Farbe, nehmen eine wagrechte Stellung ein und besitzen einen Durchmesser von etwa 4 bis 5 mm. Die Protogynie ist sehr ausgeprägt, erst nach völligem Vertrocknen der Narben strecken sich die Konnektive und breiten sich soweit auseinander, dass nun die Antheren freigelegt werden, zugleich streckt sich auch die Blütenachse noch etwas. Der Pollen ist weiss und besitzt auf der Exine eine sehr feine netzförmige Zeichnung, aber keine Keimporen (**45**).

Nach der Befruchtung führt der Ährenstiel eine (hydrokarpische) Krümmung aus, durch welche die abgeblühte Ähre wieder ins Wasser untergetaucht wird, wo die Früchte reifen. Wenn nicht ungünstige Verhältnisse während der Blüte geherrscht haben, bilden sich meist die Früchte sehr zahlreich aus, sie besitzen ca. 4 bis 5 mm Länge und haben in der Fruchtwand luftführende Interzellularräume, nach Hegelmaier 3—4 Schichten. Dadurch sind sie, wie bereits im allgemeinen Teile bemerkt, die am besten schwimmenden der ganzen Gattung. Nach Ravn (155, S. 146) bleiben sie 1—1½ Monate auf der Wasseroberfläche. Über die Übertragung durch Vögel etc. vgl. S. 421. Nach Hegelmaier (78, S. 316) ist bei dieser Art der Keimdeckel besonders scharf abgegrenzt. Die Demarkationsfläche zwischen Bauch- und Rückenseite ist schon vor der Blüte angelegt, die dort gelegene Zellschicht teilt sich zunächst einmal, und dann noch jede Zelle 1—2mal; an dieser Stelle trennen sich die beiden Teile der Steinschicht bei der Keimung (vgl. S. 403, Fig. 227, 1).

Die Früchte bleiben nach Sauvageau (138, S. 166) meist sehr lange im Zustande der Ruhe; von etwa 50 Früchten, die er im Laboratorium aufbewahrte, keimten während der beiden folgenden Jahre keine, im nächsten Jahre 6 und im Januar bis März des vierten Jahres etwa 30, so dass diese erst etwa 3½ Jahre nach ihrer Reife zur Keimung gelangten. Diese lange Ruhe der Samen selbst unter günstigen Keimungsbedingungen ist sicher auch ein Grund, weshalb so häufig *P. natans* in frisch geräumten Gräben, auf dem freigelegten Boden plötzlich in Menge auftritt. Ob die Früchte, wenn sie verletzt sind (wie die von *P. crispus*), oder wenn sie den Verdauungskanal von Tieren (vgl. *P. polygonifolius*) passiert haben, früher keimen, muss näher festgestellt werden, ist aber wahrscheinlich.

Die Verwendung des *P. natans* ist ziemlich mannigfaltig. In vielen Gegenden Deutschlands wird das Kraut als Futter für Schweine, Rinder und Ziegen verwandt. Pferde und Schafe verschmähen es. Schweine erhalten neben den Stengeln die Grundachsen, die besonders im Herbste mit den Stengeln herausgerissen werden. Die Karpfen sollen gern in Beständen der Art laichen (21).

2. Potamogeton polygonifolius Pourr. 3. P. fluitans Roth. 4. P. coloratus Vahl.

Wie bereits oben bemerkt, unterscheiden sich diese drei Arten von *P. natans* hauptsächlich durch die zur Blütezeit mehr oder weniger erhaltenen untergetauchten Blätter, die flach, lanzettlich bis länglich, niemals pfriemlich binsenartig sind. Von ihnen ist *P. coloratus* leicht kenntlich durch die sehr kleinen, meist bis 1.5 mm langen Früchtchen und die dünnen, netzförmig durchscheinenden Schwimmblätter, bei den beiden andern Arten sind die Früchtchen 2.5—3 mm lang und die Schwimmblätter fast stets lederartig, schwach durchscheinend. *P. polygonifolius* ist erheblich kleiner als *P. fluitans* und besitzt zylindrische Ährenstiele, während diese bei *P. fluitans* keulenförmig verdickt sind. Alle drei haben in der Knospenlage ebenso wie *P. natans* neben den Mittelnerven eingerollte Blattspreitenhälften.

P. polygonifolius Pourr. ist namentlich in den Heidegebieten des mittleren und westlichen Europa verbreitet, bei uns also hauptsächlich in den regenreicheren Teilen des nordwestdeutschen Flachlandes und Schleswig-Holsteins, fehlt auch nicht an der Ostseeküste (bis Westpreussen) und ist dort sicher oft übersehen. Auch im Heidegebiete der Lausitz ist die Art zerstreut. Im übrigen Teile Mitteleuropas ist sie sehr zerstreut bis selten, auf weite Strecken, namentlich im östlicheren Binnenlande ganz fehlend.

Ausserhalb Mitteleuropas ist die Art in den westlichen und nördlichen Teilen Europas meist sehr verbreitet, sie fehlt indessen im äussersten Norden, im grössten

Teile von Russland (ausser dem nördlichen Küstengebiete), im südlichen Spanien, südlichen Italien und dem grössten Teile der Balkanhalbinsel ganz. Ausserhalb Europas kommt die Art selbst oder verwandte Formen sehr verbreitet in Asien vor, geht auf den Südseeinseln bis Neuseeland und fehlt auch nicht in Afrika.

Die Standorte des *P. polygonifolius* sind sehr eigenartig: er liebt vornehmlich flachere Heidetümpel und -Seen, namentlich solche mit sandigem Grunde. Häufig findet man ihn in Gesellschaft von *Isoetes lacustre*, *Lobelia dortmanna*, *Litorella*, *Sparganium affine* und anderen Charakterpflanzen derartiger Orte. Nach Contejean[1]) und Magnin[2]) ist er kalkscheu, eine Eigenschaft, die die genannten Autoren mit vielen früheren Schriftstellern der grössten Mehrzahl der Heidepflanzen zuschrieben. Ich habe (68, 69) gezeigt, dass nach C. A. Webers und meinen eigenen Versuchen diese Anschauung nicht stimmt, dass diese Pflanzen selbst gegen grosse Mengen von Kalk unempfindlich sind, wenn der Kalk nicht zugleich von grösseren Mengen anderer Nährstoffe begleitet ist. Die Annahme der Kalkfeindlichkeit und Kalkfreundlichkeit ist eben auf das in der Natur fast stets gemeinsame Vorkommen des Kalkes mit höheren Konzentrationen von Nährstoffen zurückzuführen. Man geht also wohl auch bei dieser Pflanze nicht fehl, wenn man sie als eine solche anspricht, die bei uns im allgemeinen an nährstoffarme Gewässer gebunden ist, die jedenfalls nicht an solchen Orten fortkommen kann, an denen sie der Konkurrenz der Pflanzen mit höherer Stoffproduktion ausgesetzt ist. Beim Auftreten von stärker wachsenden, also grössere Nährstoffmengen verarbeitenden Pflanzen geht sie in der Kultur sofort zurück. Gegen Humussäuren im Wasser ist sie wenig empfindlich, ebenso gegen dem Wasser zugesetzten Kalk. Letzteres beweisen die gut gedeihenden Kulturen im botanischen Garten zu Dahlem.

Die Verzweigungsverhältnisse sind im ganzen denen von *P. natans* sehr ähnlich, nur kommen, soweit meine Beobachtungen an der Art reichen, die Reserveknospen der ziemlich dünnen Grundachse meist nicht zur Entwickelung, sondern verharren im Zustande der Ruhe; erst nach Verletzung des Haupttriebes treiben sie aus. Daher bildet *P. polygonifolius* an den Standorten keine dichten Massen, sondern die einzelnen Stengel ragen im Wasser herauf oder liegen auf dem schlammigen Moorboden nieder. Meist sind sie so weit von einander entfernt, dass sich selbst die Blätter nicht berühren. Namentlich das zweite Stengelglied jeder Grundachsengeneration ist stärker verlängert, es ist meist erheblich länger als das erste. Die Grundachse kriecht meist wenige Zentimeter bis fast 1 dm tief im Schlamm. Das erste Glied der Laubsprosse über der Reserveknospe ist meist mehr oder weniger verlängert und trägt an der Spitze einen kräftigen Kranz von Wurzeln, der zur Verankerung im weichen Humusschlamm sehr wesentlich beiträgt. Im flachen Wasser der humosen Heidetümpel, wo die verlängerten Stengel oft mehr horizontal als aufrecht wachsen, ja mitunter ganz niederliegen, entspringen aus jedem Knoten, auch der obersten den Blüten vorausgehenden Laubblätter, auffallend lange Wurzeln. Diese Knoten tragen dann in der unten beschriebenen Weise zur Vermehrung der Pflanze bei. Entsprechend der geringeren Grösse der Pflanze sind auch die Stengel ganz erheblich dünner, meist kaum über 2 mm dick; das Rindengewebe ist entsprechend verringert, man findet im Durchschnitt einen Kreis von Luftgängen weniger als bei *P. natans*, auch werden die äussersten Lufträume meist nur durch die Epidermis von der Aussenwelt getrennt. Anatomisch stimmt der Stengel nach Raunkiär (**154**. S. 52) völlig mit *P. coloratus* überein. Da sich die Pflanze fast nie in strömendem Wasser findet, fehlen auch die mechanischen Zellen im Rindengewebe ganz. Die Endo-

[1]) Revue de la flore de Montbéliard.

[2]) Bull. Soc. Bot. France Bd. 43. S. 437.

dermiszellen sind an den Innen- und etwas an den Seitenwänden verdickt, aber nur soweit sie einem Gefässbündel anliegen, wo sie dagegen zwischen Mark und Rindenparenchym verlaufen, bleiben sie dünnwandig. Im Zentralzylinder sind ebenso wie bei *P. coloratus* (vgl. Fig. 246) die drei Gefässbündel, die bei *P. natans* zumeist zusammen ein grosses dreilappiges Bündel mit drei Siebröhrenteilen bilden (vgl. S. 426), meist getrennt und verlaufen so im Innern des Zentralzylinders (154).

Das Ausdauern geschieht nach Sauvageau (137, S. 116) hauptsächlich durch im Knospenzustande verharrende, etwas dick anschwellende Knospen an der Grundachse, von denen öfter mehrere Generationen hinter einander stehen können und die so völlig denen von *P. perfoliatus* gleichen (vgl. Fig. 251, 1), dass sie von der Mutterpflanze getrennt nicht immer mit Sicherheit erkannt werden können. Diese Winterknospen habe ich gleichfalls beobachtet, fand sie aber im Durchschnitt viel schmäler als die von *P. perfoliatus*. Sie treiben zumeist sehr früh aus und bilden dann ebenso, wie die im Herbste zuletzt sich noch entwickelnden Knospen, ganz kurze Rosetten von verlängerten (bis etwa 1 dm langen), fast linealischen, ganz allmählich nach der stumpfen (bis 8 mm breiten) Spitze verbreiterten, sehr dünnen Blättern. Jede Rosette, die am Grunde Wurzeln erzeugt, besteht aus 4—8 Laubblättern und einigen Niederblättern. Es bildet sich sowohl die Hauptknospe als auch die Reserveknospe zu einer derartigen Rosette aus, an der Grundachse stehen daher oft zwei solcher Rosetten beieinander. Auch an den beblätterten Stengeln, selbst (oder nament-



Fig. 245. *Potamogeton polygonifolius.*
1 überwinternder Laubspross (Januar), oft aus frühzeitig austreibenden Winterknospen hervorgehend. 2 unteres untergetauchtes und 3 oberes untergetauchtes Blatt. 4 normales Schwimmblatt. 5 Schwimmblatt der var. parnassifolius (Schrad.), 6 der var. cordifolius Cham. u. Schlechtd. 1 : 1. (Nach der Natur, Orig.)

lich?) aus den Achseln der unter den Blütenständen genäherten Blätter, entstehen solche Laubblattrosetten, aus deren unteren Laubblattachseln wieder eine Rosette hervorgeht, oder nach einem kurzen (bis mehrere Zentimeter langen) horizontalen Achsenstück biegt es sich, eine Rosette tragend, in die Höhe. Aus den Achseln der mittleren Laubblätter entspringt zumeist ein kurzes horizontales Achsenstück, auf dem eine aufrecht gerichtete Rosette steht. In allen Fällen wächst am Grunde eine bis zum Einwurzeln in den Schlamm grüne Wurzel herab. Die von den Laubblättern des Sommers so abweichenden Grundblätter überdauern, wenigstens zum grossen Teile, den Winter, sie nehmen eine trübrötliche Färbung an und waren im Januar noch völlig frisch erhalten. Die Hauptfortsetzungsknospe der Grundachse bleibt, soweit ich beobachten konnte, während des ganzen Winters im Knospenzustande. Die Laubblätter des Sommers scheinen sehr schnell zu vergehen, wenigstens fand ich im Dezember kein lebendes Blatt mehr, die meisten waren schon bis auf Reste zersetzt.

Die Blätter zeigen oft eine gewisse Ähnlichkeit mit denen von *P. natans*, sind aber meist rot überlaufen. Die untergetauchten sind zur Blütezeit noch völlig erhalten und arbeitsfähig. Sie besitzen häufig eine sehr kleine, manchmal nur 2 cm lange und 5 mm breite, lanzettliche Spreite, die allmählich spatelig in den etwa 3 cm langen Stiel verschmälert ist; sie sind dünn, häutig-durchscheinend. Auch die schwimmenden Blätter sind weniger derb und kleiner als bei *P. natans*, meist elliptisch-lanzettlich mit schmälerem Grunde, daher auch ohne oder mit nur schwächer ausgebildeter Bewegungsfalte. Die Nebenblätter sind gleichfalls viel kürzer und schwächer als bei der vorigen Art, treten aber nach Glück (briefl.) schon an den untersten Blättern völlig getrennt auf; an Keimpflanzen beobachtet man zuerst Stipulae laterales, dann St. adnatae und schliesslich St. axillares.

Die Veränderlichkeit der Blattgestalt entspricht ganz der von *P. natans*. In ruhigem Wasser oder gar auf tiefem dunklem Schlamm werden die Blätter breiter bis herzförmig (var. *cordifolius* Cham. u. Schlechtd. Fig. 245, 6) in etwas bewegtem Wasser schmäler, lanzettlich (var. *lancifolius* Cham. u. Schlechtd.). Letzterer Form nahestehend ist eine sehr dünnstengelige zierliche Form mit nur 3 cm langen Blättern, die eine Charakterform der nährstoffarmen, flachen, meist von *Erica tetralix* umgebenen Heidetümpel ist (var. *parnassifolius* Schrad. Fig. 245, 5). — Schlamm- und Landformen kommen gleichfalls vor. Mit der Verkürzung des Stengels und dem Verschwinden der untergetauchten Blätter werden die Schwimmblätter mehr und mehr rosettenartig zusammengedrängt und die Blattstiele verkürzt, bis schliesslich die Spreiten flach dem Schlamme aufliegen oder sich nur etwas erheben (var. *amphibius* Fr.). Solche Formen finden sich nicht selten in ausgetrockneten Heidetümpeln. — Eine sehr auffällige Pflanze nennt Neuman var. *sphagnophila*, dieselbe wächst zwischen *Sphagnum* und erinnert in der Tracht lebhaft an *P. coloratus*, ihre Blätter sind breit eiförmig, mitunter herzförmig und ganz hellgrün.

Die Blütenstände sind viel kürzer und schwächer als bei *P. natans*, meist nur bis 4 cm lang. Befruchtung und Blüteneinrichtung sind der genannten Art anscheinend völlig ähnlich. Die Ährenstiele biegen sich nach der Befruchtung gleichfalls in das Wasser zurück und auch die Verbreitung der Samen geht anscheinend in derselben Weise vor sich. Raunkiär bemerkt, dass die Art sich gleichfalls in neuen Gewässern leicht und schnell ansiedelt. Hochreutiner beobachtete, dass solche Früchtchen, welche von Fischen verschluckt und 1—3 Tage in deren Darm verblieben waren, sich besser keimfähig erwiesen, als unverschluckte. Danach kämen für die Verbreitung dieser und wohl auch anderer Arten Fische in Betracht, und es ist nicht ausgeschlossen, dass bei so schwer keimfähigen Samen wie z. B. bei *P. natans*, die Zeit bis zur Keimung durch den Aufenthalt im Fischdarm erheblich abgekürzt wird.

P. fluitans Roth ist eine systematisch und ökologisch schwierig zu betrachtende Pflanze, denn bei ihrer nicht zu verkennenden Zwischenstellung zwischen *P. natans* und *P. lucens* und ihrer ausserordentlichen Polymorphie sind naturgemäss die Anschauungen über ihre Abstammung und die Bewertung ihrer Formen bei den verschiedenen Schriftstellern sehr wechselnd. Erschwert wird die Betrachtung der natürlichen Verwandtschaft noch durch die ungeheuer weite Verbreitung der ihr zugerechneten oder doch nahe verwandten Formen, die fast über die ganze Erde, ausser in den arktischen Gebieten, vorkommen. Im Gebiete, wo *P. fluitans* in Seen, Flüssen und Strömen verbreitet ist, und nach Overton im Oberengadin bis 1900 m aufsteigt, kommen besonders zwei Formenkreise in Betracht, von denen der eine fast stets reichlich fruchtende, der andere fast stets sterile Individuen hervorbringt. Ausser diesem Merkmale sind sichere Unterscheidungen beider Formenkreise mir nicht möglich gewesen. Alle Angaben erwiesen sich bei Prüfung eines grossen Materiales als unzuverlässig. — Während nun einige Autoren (z. B. Buchenau[1]) *P. fluitans* nur als eine Form des *P. natans* angesehen wissen wollen, wird er von anderen in zwei oder noch mehr Arten gespalten. Die Formen mit fehlschlagenden Früchten und Pollenkörnern werden als Bastarde von *P. lucens* mit *P. natans* angesprochen, die fruchtbaren Formen dagegen als selbständige Typen. — Dass eine nicht selten beobachtete Pflanze, die meist sehr kräftig gebaut ist, oft am Grunde schwach herzförmige Schwimmblätter besitzt und sehr reichliche Früchte bildet, systematisch eine gewisse Selbständigkeit beanspruchen darf, haben Ascherson und ich (15, S. 309) dadurch anerkannt, dass wir sie als Rasse *americanus* aufnahmen. Bezüglich der übrigen Formen haben wir dort unsere Zweifel ausgedrückt. Dass unter den stets sterilen Formen echte primäre Bastarde stecken, kann nicht mit guten Gründen bezweifelt werden, wohl aber, dass die bei uns so sehr verbreitete, hin und wieder fruchtbildende Pflanze dazu gerechnet werden muss. Wir haben a. a. O. schon bemerkt, dass z. B. ein Bastard zweier Pflanzen mit stumpfgekielten Früchten nicht gut so scharfgekielte bekommen kann, wie *P. fluitans* sie aufweist. Es ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass hier wie auch sonst im Pflanzenreiche eine ursprünglich (auch heute noch anderwärts neuentstehende) hybride Form durch geschlechtliche Fortpflanzung eine gewisse Festigkeit gewonnen und einen eigenen Formenkreis ausgebildet hat. Jedoch scheint es nicht angebracht, solche vorläufig noch hypothetischen, morphologisch schwer trennbaren Formen als eigene Arten aufzufassen. Ich will deshalb auch hier *P. fluitans* als einheitliches Ganzes betrachten.

Raunkiär hat neuerdings[2]) eine längere Abhandlung über die anatomischen Verhältnisse der Gattung, namentlich über *P. fluitans* veröffentlicht, die im wesentlichen einen Ausbau seiner Ansichten in den Blomsterplanter darstellt. Bezüglich des *P. fluitans* kommt er dabei zu dem Resultate, dass die sterile Form, die er als Bastard betrachtet, durch das Vorhandensein zahlreicher Bastbündel in der Rinde ausgezeichnet ist, die der Art (mit Früchten) fehlen. Ganz abgesehen davon, dass die Einteilung der Gattung, die er in dieser wie in seiner früheren Arbeit gibt, meiner und auch Aschersons Meinung nach, eben nur zeigt, dass die anatomischen Verhältnisse allein für die Beurteilung der wirklichen Verwandtschaft nicht massgebend sein können und eine solche Einteilung ebenso unnatürliche Vereinigungen und Trennungen ergibt, halte ich gerade die Ausbildung mechanischer Elemente bei monokotylen Wasserpflanzen für ein zu unbe-

---

[1]) Flora der Nordwestdeutschen Tiefebene. Leipzig 1894. S. 48.

[2]) Anatomical Potamogeton-Studies and Potamogeton fluitans. Botanisk Tidsskrift, Bd. 25. 253—280.

ständiges Merkmal, als dass man sonst morphologisch nicht zu trennende Pflanzen (und reichlichst fruchtende Pflanzen auch aus andern Erdteilen zeigten zahlreiche Bastbündel!) dadurch durch Dekret trennen könnte. Sauvageau hat nachgewiesen, wie sehr wechselnd die Ausbildung bei *P. lucens* (Zahl und Stärke) ist, und bei *P. fluitans* ist es ebenso! Bei der verwandten Familie *Najadaceae* ist es bekannt, dass von einer Art (!) sich Formen mit und ohne Bastbündel selbst an weit isolierten Orten in einem Graben nebeneinander finden und so weit meine Studien über die anatomischen Verhältnisse von *Potamogeton* reichen, glaube ich, dass man fast alle häufigeren Arten auf Grund anatomischen Befundes in mehrere „Arten" trennen kann, jedenfalls aber, dass die Untersuchungen noch ganz erheblich eingehender sein müssen, ehe man ihnen denselben Wert für Beurteilung von Verwandtschaftsverhältnissen zuerkennen kann, wie den morphologischen.

In seinem Auftreten hat *P. fluitans* viel Ähnlichkeit mit *P. natans*, nur bevorzugt er mehr grosse und namentlich stärker fliessende Wasserflächen und bildet auch häufiger grosse Massen in diesen.

Der Stengel zeigt in seiner Anatomie eine Zwischenstellung zwischen *P. natans* und *P. lucens* insofern, als sich die einzelnen Formen bald der einen, bald er andern Art nähern (154, S. 97). In der Rinde finden sich mechanische Bündel oder sie können auch fehlen (vgl. oben). Die Angabe Schwendeners (150, S. 122), dass in stagnierendem Wasser diese mechanischen Stränge fehlten, führt Raunkiär auf eine Verwechselung zurück. Ich fand die Stränge in sehr verschiedener Stärke im fliessenden und stehenden Wasser ausgebildet.

Von Überwinterungsformen habe ich bisher keine besonders charakteristischen bemerkt (Fryer gibt Formen mit verdickten Internodien der Grundachse an), an der Grundachse überwinterten mehr oder weniger entwickelte kurze Laubsprosse oder Knospen. Royer[1]) gibt an, dass er im Herbst am Ende der Rhizome 4—5 genäherte, fast fingerförmig gestellte Winterknospen mit verdickten brüchigen Schuppenblättern beobachtet habe.

Die untergetauchten Blätter sind oft zur Blütezeit noch vorhanden, von lang-lanzettlicher Gestalt, bis etwa 1,5 dm lang, allmählich in den Blattstiel verschmälert und ähnlich denen von *P. lucens* häufig durchscheinend. Das unterste Laubblatt ist öfter ganz schmal pfriemenförmig, in der Gestalt den untergetauchten von *P. natans* ähnlich, aber stets dünner und deutlich flach. In der Nervatur und den andern morphologischen Merkmalen nähern sich die Blätter mehr und mehr denen von *P. lucens*. Die Schwimmblätter besitzen einen auch oberwärts gewölbten (also nicht rinnigen), sich mehr dem stielrundlichen nähernden Blattstiel, wie er eben für eine Pflanze stärker fliessenden Wassers zweckmässiger erscheint. Die Spreite ist meist erheblich verlängert und ziemlich lederartig, am Grunde ist sie abgerundet oder verläuft allmählich in den Blattstiel, jedenfalls ist sie nicht in eine solche Bewegungsfalte vorgezogen wie die von *P. natans*. Entweder sind die Blätter grün oder sie sind rot überlaufen. Oberseits zeigen die Schwimmblätter kein so deutliches Palissadenparechym als die von *P. natans*, es besteht aus 2—3 Reihen von kürzeren, mehr oder weniger abgerundeten Zellen. Die Nebenblätter sind nur mässig ausgebildet und nach Glück (briefl.) mitunter schon an den unteren Blättern gänzlich frei.

Entsprechend den wechselnden Standortsverhältnissen und vielleicht auch durch die verschiedenartige Abstammung ist die Blattform einigermassen veränderlich. Die Pflanzen stehender oder langsam strömender Gewässer haben meist Schwimmblätter, die etwa doppelt so lang als breit sind; hierzu gehören die var. *stagnatilis* Koch mit breit eiförmigen Blättern im stehenden Wasser, die bei

[1]) Royer, Flore de la Côte d'or. 1861.

sinkendem Wasser nicht selten zur Landform wird[1]) und dann fast sitzende Blätter aufweist, und die var. *typicus* Baagoe mit elliptischen, ziemlich lang gestielten Blättern. — Schmalblätterige Formen, deren Schwimmblätter mindestens dreimal so lang als breit sind, sind folgende: var. *Billotii* F. Schultz, schwächliche Pflanzen mit am Grunde abgerundeten oder etwas keilförmigen Schwimmblättern, und die schon oben erwähnte fertile Rasse *americanus* Cham. et Schlechtend. mit etwas herzförmigen Blättern. Sehr schmalblätterig sind var. *sublucens* Baagoe mit breit linealischen, untergetauchten und kaum lederartigen schwimmenden Blättern, eine ganz auffällig an *P. lucens* erinnernde Pflanze, und var. *rivularis* Lange mit schmal-linealischen, denen von *Zostera marina* oft ähnlich werdenden untergetauchten und nur mitunter ausgebildeten schmal-lanzettlichen schwimmenden Blättern, eine typische Form stark fliessenden Wassers, die in der Unterabart var. *elongatus* Kühn mit bis über 1 dm lang gestielten untergetauchten Blättern ihre höchste Ausbildung erfährt.

Die Blütenstände besitzen einen sehr auffallend keulenförmig verdickten, bis über 1 dm langen Stiel, der auf dem Querschnitt zahlreiche Luftkammern aufweist, eine Einrichtung, die namentlich in starkströmendem Wasser das Aufsteigen an die Oberfläche beträchtlich erleichtert. Tatsächlich sieht man in fliessendem Wasser häufig den dann besonders verlängerten Ährenstiel in der Richtung der Schwimmblattstiele schräg aufsteigen, so dass er mit seinem oberen dicksten Teile die Oberfläche erreicht, der nun wie ein Schwimmkork auf dem Wasser ruht. Der alleroberste Teil ist plötzlich hakenförmig aufwärts gebogen und hält die Ähre senkrecht in die Höhe. Die Blütenverhältnisse stimmen anscheinend mit denen von *P. natans* überein.

Die Früchtchen sind fast kreisförmig, etwa 2,5 mm lang, meist glänzend kastanienbraun und kurz bespitzt. In der äusseren Fruchtschale finden sich ebenso wie bei *P. natans* reichlich Lufträume, so dass die Früchtchen wenigstens für eine gewisse Zeit ein Schwimmvermögen besitzen.

P. coloratus Vahl. Während *P. fluitans* vorwiegend eine Pflanze fliessenden Wassers ist, findet sich *P. coloratus* vorzugsweise in stehenden Gewässern, in Teichen und Sümpfen, und zwar in der Ebene und den Hauptttälern des Berg- und Alpenlandes, besonders in südlichen und westlichen Gebieten, sonst aber auf weite Strecken fehlend.

Ausserhalb Mitteleuropas ist die Art im Mittelmeergebiete, in Frankreich, auf den Britischen Inseln, in Dänemark und im südlichen Schweden, ausserhalb Europas noch in Südafrika, in Vorderasien, in Westindien und vielleicht auch in Australien verbreitet.

Die Grundachse kriecht nur flach im Boden, meist nur wenige Zentimeter tief, sie ist meist nur mässig dick, oft kaum bindfadenstark; häufig ist sie stark verzweigt, die Pflanze bildet deshalb öfter ziemlich dichte Bestände. Der Stengel ist meist nicht sehr verlängert, in sehr flachen schlammigen Teichen liegt er oft fast nieder oder ist bei verschwindendem Wasser schliesslich ganz verkürzt (Landformen[2]). Der Reservespross ist meist nicht entwickelt. Anatomisch stimmt der Stengel mit dem von *P. polygonifolius* überein, im Innern des Zentralzylinders verlaufen zwei freie Gefässbündel, die übrigen sind im Kreise unterhalb der Endodermis angeordnet (Fig. 246). Die mechanischen Bündel in dem mässig dicken Rindenparenchym fehlen ganz. Bei schräg im flachen Wasser aufsteigenden Sprossen treten oft bis über 1 dm lange Seitentriebe auf, die senkrecht nach unten wachsen und nach Erzeugung einiger Niederblätter sich mit der Spitze

[1]) Vgl. Fryer, Journ. of. Bot. Bd. 25. 1887. S. 306.
[2]) Vgl. Fryer, in Journ. of Bot. Bd. 25. 1887. S. 308.

pfeifenkopfartig aufrichten, an der tiefsten Stelle ein Büschel Wurzeln erzeugen und dann Laubblätter treiben. Diese Sprosse scheinen besonders gegen das Ende des Sommers häufiger zu werden und z. T. mit zur Überwinterung der Pflanze beizutragen. Über die Anatomie der Wurzel vgl. Sauvageau (134).

Typische Winterknospen erzeugt die Pflanze bereits vom September an, überhaupt ist es auffällig, wie die Art an manchen Standorten bereits ausserordentlich früh, oft schon vom September ab, vollständig ein winterliches Aussehen annimmt; in jener Zeit sind bereits oft schon sämtliche Laubblätter zersetzt, die Triebspitzen haben ihr Wachstum eingestellt und die Früchte sind abgefallen. An der Grundachse findet man im Herbst an dünnen verlängerten Teilen schieflanzettliche, aufwärts gerichtete Knospen, die während des Winters in Ruhe verbleiben (Fig. 247, 1). Zu gleicher Zeit verharren dann auch die Spitzen der aus den Laubtrieben abwärts wachsenden Triebe in ähnlicher Form, bleiben aber kleiner (Fig. 247, 2). In tieferem Wasser scheinen die pfeifenkopfähnlichen Vermehrungssprosse nicht zur Entwickelung zu kommen, sondern im Herbst mit dem Absterben der Laubblätter sinkt der verlängerte Spross zu Boden und erzeugt nun stellenweise in den Blattachseln ganz kurze sitzende Rosetten aus untergetauchten Laubblättern. Der Spross beginnt mit 1—2 Niederblättern, denen meist 4—6 sich allmählich vergrössernde Laubblätter folgen. Die grössten derselben werden bis 4 cm lang und 1 cm breit. Diese Rosetten scheinen den Winter ohne erheblichen Zuwachs und Streckung der Achse zu überdauern.

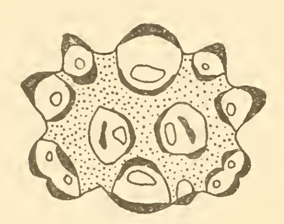


Fig. 246.
Potamogeton coloratus.
Querschnitt durch den Zentralzylinder.
Das Schwarze = mechanische Elemente; das Weisse = Gefässbündel mit Xylemgang in der Mitte. 45 : 1.
(Nach Raunkiär.)

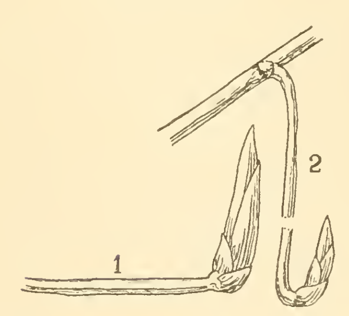


Fig. 247.
Potamogeton coloratus.
1 Winterknospe an der Grundachse; 2 ebensolche an einem Laubtriebe. 1 : 1. (Orig.)

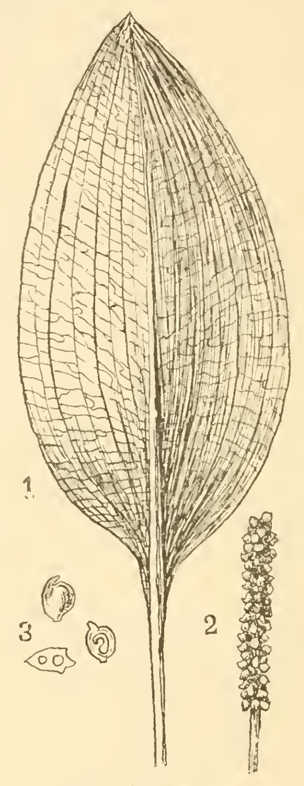


Fig. 248.
Potamogeton coloratus.
1 Untergetauchtes Blatt; 2 Teil eines Fruchtstandes, 1 : 1; 3 Frucht, vergrössert. (Orig.)

Die untergetauchten Blätter sind zur Blütezeit meist noch vollständig vorhanden, sie sind von den verwandten Arten die breitesten und oft rötlich gefärbt. Ihre Form schwankt meist von länglich bis zu lanzettlich-eiförmig; sie werden bis über 1 dm lang und sind etwa halb so breit, und zwar in oder etwas unter der Mitte am breitesten. Am Grunde sind sie etwas allmählich in den nur etwa 2 cm langen Stiel verschmälert, an der Spitze auffällig hell durchscheinend und ganzrandig. Die schwimmenden Blätter sind eiförmig, mit nur 1—2 cm langem Stiel und gleichfalls sehr durchscheinender Spreite, sie sind

die einzigen, die das ganze Nervennetz sehr deutlich erkennen lassen. Dabei zeigen sie im unteren Teile ein deutliches Mittelstreifnetz. Unter der oberen Epidermis liegt eine Schicht von rundlichen, nicht palissadenförmig gestreckten grünen Zellen (136, S. 195) und dadurch ist die Pflanze von den übrigen Arten mit Schwimmblättern verschieden. Nach der Unterseite zu befindet sich gleichfalls eine Lage mit Luftkammern, die durch Wände getrennt sind.

In der Gestalt sind die Blätter verhältnismässig weniger veränderlich als bei den vorigen Arten, wohl weil die Pflanze in Bezug auf ihre Standorte viel wählerischer erscheint. In Sümpfen findet sich mitunter eine schmalblätterige Form mit kurz in den Blattstiel verschmälerten Blättern (var. *helodes* Dumort.), in ganz flachem stehendem, sich stark erwärmendem Wasser eine solche mit sehr breiten Blättern (var. *rotundifolius* Mert. u. Koch); diese stellt eine Übergangsform zur oben erwähnten Landform dar und kann beim Verschwinden des Wassers dazu werden. Die Blätter erinnern sehr auffällig an solche von *Plantago major*.

Die Ähren stehen auf einem bis 13 cm langen, schlanken, nur 1,5—2 mm dicken Stiele und sind selbst meist nur 3 cm lang und etwa 3 mm dick, am Stiele oder am Grunde der Ähre öfter mit 1 oder 2 Hochblättern (var. *subspathaceus* Rchb.) versehen. Nach der Befruchtung krümmen sie sich nach Raunkiärs und eigenen Beobachtungen ins Wasser zurück. Die sehr kleinen, kaum 1—1,5 mm langen Früchtchen sind rückenseits kurz gestielt und fallen verhältnismässig leicht ab. Sie bleiben an jedem Gegenstande ausserordentlich leicht haften und werden sicher dadurch verbreitet. Nach Raunkiär findet sich die Art oft schnell in isolierten Wasseransammlungen ein.

5. Potamogeton alpinus Balbis.

Über die Unterschiede dieser Art von den Verwandten vgl. S. 423. Sie findet sich bei uns vorzugsweise in klarem Wasser, namentlich häufig in Mühlgräben; dort ebensowohl wie in Bächen, Flüssen und Teichen bildet sie meist getrennte, mehr oder weniger dichte Horste oder Büschel, verhältnismässig selten steht sie in grösseren Beständen. In Mooren wächst die Art meist in den Abflussgräben, selten in stehenden Moorwässern. In ihren Vegetationsbedingungen hat sie grosse Ähnlichkeit mit *P. crispus*, mit dem sie oft gemeinsam vorkommt.

Im nördlichen und mittleren Mitteleuropa ist *P. alpinus* meist zerstreut, im südlichen Gebiet fast nur in höher gelegenen Mooren und Bächen, dort bis etwa 2000 m ansteigend, Overton gibt als höchsten Fundort im Oberengadin 1720 m an. Ausserhalb Mitteleuropas ist er noch im nördlichen und westlichen Europa verbreitet, fehlt aber im Mittelmeergebiete fast ganz, im östlichen Europa schreitet er bis zum Don vor. Ausserhalb Europas kommt die Art noch in Asien (Dahurien, Afghanistan, Tibet und Japan), in Nord-Amerika und Süd-Afrika vor.

Die Grundachse kriecht gewöhnlich nicht tief, mitunter bis 1 dm im Boden, ist meist rot oder rosa gefärbt und auffallend stark verzweigt. Durch diese meist nicht sehr verlängerten Verzweigungen kommen die obenerwähnten dichten Büschel zu stande, die die Art oft schon von weitem kenntlich machen. Die bis über 2 m langen Stengel beginnen am Grunde in der Regel mit 4 Niederblättern, denen dann die Laubblätter folgen. Der Laubstengel bleibt gewöhnlich bis zur Blütenbildung unverzweigt oder hat doch während des Sommers nur wenige Seitentriebe. In den Achseln der Laubblätter finden sich fast stets wohlausgebildete Knospen, die indessen in der Ruhe verharren und entweder gar nicht oder erst im Herbst zum Austriebe kommen. Öfter findet man im Spätherbst ganz lange, schon im Absterben begriffene Triebe, die in jeder Blattachsel die kurz kegelförmigen Knospen zeigen. Eine sehr ausgiebige Verzweigung und vegetative Vermehrung kommt zu stande durch das meist sehr reichlich erfolgende

Austreiben der unteren im Boden steckenden Knospen in den Achseln der Niederblätter. Aus ihnen erwachsen während des Sommers horizontal kriechende Achsen, die sofort in einen schwächeren Laubtrieb ausgehen. Der horizontale Teil ist oft sehr kurz, nur wenige Zentimeter lang, oder etwas verlängert. Es trägt diese Art der Verzweigung auch sehr zur Verankerung des Ganzen bei.

Die Überwinterung geschieht zumeist durch Ausbildung von Winterknospen. Am Ende einer Grundachsengeneration schwillt der sich aufrichtende, kurz bleibende Stengel etwas an, treibt einen Büschel Wurzeln und durch mehrere Niederblätter wird eine ziemlich dicke, schief-lanzettliche Knospe eingeschlossen. Die Hauptknospe der Grundachse in der Achsel des zweiten Niederblattes bleibt bei schwächeren Trieben ganz unentwickelt und von dem Niederblatt bedeckt, an kräftigeren Trieben streckt sie sich (das unterste Stengelglied verlängert sich mehr oder weniger) und nach dem ersten Niederblatt schliesst sie mit einer läng-



Fig. 249. *Potamogeton alpinus.*
1 Grundachse mit Überwinterungsknospen, oben ein Laubtrieb (Dezember); 2 Überwinterungsknospen aus der Achsel von Laubblättern. 1 : 1. (1 Original, 2 nach Raunkiär.)

lichen bis rundlichen Knospe ab (Fig. 249, 1). Bleibt die Witterung dauernd warm, so entstehen öfter mehrere Generationen von Winterknospen hintereinander. Die ältesten von ihnen beginnen dann meist schon im Herbst sich zu strecken und wachsen bis zur Bodenoberfläche fort, normalerweise einen verlängerten Stengel mit mehreren Niederblättern erzeugend. In der Nähe der Schlammoberfläche angelangt, treibt die Knospe nun am Grunde einen Kranz von Wurzeln und bleibt dann im Zustande der Ruhe, oder es entwickelt sich noch im Herbst eine Rosette von Laubblättern. Etwa 5—6 fast gleich lange, meist ziemlich schmale bis fast linealische, meist nicht über 3—4 cm lange, sehr dünnhäutige Laubblätter sitzen an der verkürzten Achse, unmittelbar dem Erdboden auf. Gleichzeitig mit der Verlängerung der Winterknospe nach oben und dem Entstehen der Blattrosette kommt auch die Reserveknospe zum Austrieb, bildet eine mehr oder weniger verlängerte Grundachse und schliesst mit einer Winterknospe ab. Ganz ähnliche Grundachsen und Winterknospen (die ersteren oft abwärts gerichtet) bilden sich

aus den Achseln der unterirdischen Knospen der Laubtriebe im Herbst aus und Raunkiär bildet es ab (Fig. 249, 2), wie aus den Achseln der Laubblätter selbst solche Winterknospen, die lebhaft an die von *P. pectinatus* erinnern, hervorgehen. Über die Morphologie der Winterknospen und ihr Verhalten im Frühjahr teilt mir H. Glück (briefl.) freundlichst folgendes mit: Die Knospe wird zu äusserst von zwei grossen Schuppenblättern umschlossen; beide sind, morphologisch gesprochen, spreitenlose Stipeln, die zum Zwecke des Knospenschutzes $1^1/_2$—3mal so gross wie gewöhnliche Stipeln und zudem derb und lederartig geworden sind. Abgesehen davon, kommt ihnen aber auch noch die Funktion der Reservestoffspeicherung zu, wie aus der reichlich im Blattparenchym aufgespeicherten Stärke ersichtlich ist. Die in der Knospe liegenden Blätter sind jugendliche, noch unentwickelte Laubblätter. Im Knospenzustand greifen die Stipeln mit ihren freien Rändern übereinander und schliessen als tutenförmige Gebilde alle jüngeren Blattteile ein; auf diese Weise wird natürlich ein vorzüglicher Knospenschutzapparat zu stande gebracht. Beim Auskeimen einer solchen Winterknospe verlängern sich die noch wachstumsfähigen Internodien, die Knospenblätter rücken auseinander und es beginnt gleichzeitig die Bewurzelung der Knospe mit Hilfe von Adventiv-Wurzeln. Bei der ausgekeimten Knospe sind von den ursprünglichen Knospenblättern nur noch zwei zu sehen, die also, wie schon hervorgehoben wurde, spreitenlosen Stipeln äquivalent sind. Das nächst höhere Laubblatt ist ausgezeichnet durch eine typische Stipula adnata; es entspricht somit denjenigen Primärblättern bei Keimlingen, welche oben (S. 416) als die zweite Primärblattgeneration bezeichnet worden sind. Vgl. auch Fig. 236.

Die untergetauchten Blätter sind lanzettlich, beiderseits verschmälert, bis fast 3 dm lang und etwa 2.5 cm breit, sie sind stumpflich und ganzrandig und zeigen bei durchfallendem Lichte ein deutliches Mittelstreifnetz. Die jüngeren sind meist deutlich rötlich gefärbt. Die oft nicht ausgebildeten Schwimmblätter sind lederartig, verkehrt-eiförmig bis länglich-spatelförmig, allmählich in den die Länge der Spreite nicht erreichenden Blattstiel verschmälert.

Diese Art ist sowohl in Bezug auf die Blattbreite, als auf die Stellung der Blätter einigermassen veränderlich. Während namentlich in stark fliessendem Wasser oft alle Blätter von einander entfernt sind, selbst die den Blütenständen vorausgehenden, sind bei der var. *Casparyi* (Kohts) alle Schwimmblätter ganz geflügelt gestielt und fast rosettenartig zusammengedrängt.

Die systematische und ökologische Bewertung der Formen mit und ohne Schwimmblätter ist ausserordentlich schwierig, denn einerseits ist es ganz sicher, dass allen Formen in einigermassen schnell fliessendem Wasser die Schwimmblätter fehlen, andererseits kommen Formen vor, die selbst in flachem stehendem Wasser keine Schwimmblätter erzeugen (var. *obscurus* DC., auch *P. annulatus* Bellardi genannt). Die Stengelglieder dieser Form sind oft ziemlich kurz und die Blüten oft reichlich entwickelt. Bei stärkerer Strömung verlängern sich Stengel und Blätter (var. *minor* Hartm.). — Von Formen mit Schwimmblättern sind solche mit breiten, lederartigen, schwimmenden und bis fast 2 dm langen, untergetauchten Blättern (var. *purpurascens* Seidl; eine Form mit stark vorspringenden Nerven ist var. *nerviger* Wolfg., A. u. G.) zu erwähnen und solche mit dünnhäutig durchscheinenden Schwimmblättern (var. *angustifolius* Tausch, auch var. *rivularis* Mert. u. Koch genannt), letztere namentlich in etwas fliessendem Wasser.

Sehr bemerkenswert ist dann eine Form (var. *virescens* Caspary), der der rote Farbstoff in den Blättern oder sogar in allen Teilen fehlt, so dass die Pflanze ganz grün erscheint.

Die Nebenblätter sind meist sehr kräftig entwickelt, oft bis etwa 6 cm lang und derb, mitunter fast krautig. Meist zeigen sie eine deutlich rotbraune Färbung und sind glanzlos.

Die verlängerte, bis 4 cm lange, dreigliedrige Wirtel von Blüten tragende Ähre steht auf einem etwa 2 mm dicken Stiele, welcher, namentlich bei den schwimmblattlosen Formen, die Fähigkeit besitzt, bei erhöhtem Wasserstande sich sehr stark zu verlängern und dadurch dem Blütenstande zum Emporsteigen über die Wasseroberfläche zu verhelfen. Die Blütezeit fällt in den Juni bis August. Die Pollenkörner führen reichlich Stärke. Nach der Befruchtung krümmt sich der Blütenstand ins Wasser zurück. Die auf dem Rücken scharf gekielten Früchtchen sind linsenförmig, etwa 2,5 mm lang (Fig. 240, 10).

6. Potamogeton perfoliatus L. 7. P. praelongus Wulfen.

Beide Arten (vgl. S. 423) haben das Gemeinsame, dass ihre oft sehr verlängerten Laubstengel meist ziemlich stark verzweigt sind und nur untergetauchte sitzende, stengelumfassende Blätter besitzen; auch in ihrem Vorkommen zeigt sich viele Ähnlichkeit, beide bevorzugen Flüsse, tiefere Kanäle und Teiche, Seen etc. Die Knospenlage der Blätter ist bei beiden Arten eine eigenartige, wie sie sonst nur noch bei *P. densus* zu finden ist, die jungen Blätter sind nämlich zusammengerollt (Raunkiär), so dass also jedes Blatt die nächst jüngeren vollständig umschlossen hält (Fig. 231, 2, S. 411).

P. perfoliatus L. ist in süssen Gewässern fast aller Art zu finden. Meist bildet er grosse Bestände und erfüllt oft Flüsse und Kanäle, selbst in den grössten Seen Mitteleuropas, dem Boden- und dem Plattensee, hält er oft als einzige Vegetation den heftigsten Wellenschlag aus und bildet, im Bodensee „Seekraut" genannt[1], im Plattensee als „Hinár"[2]) bezeichnet, allein oder mit *Myriophyllum spicatum* grosse Massen. Wegen dieser Widerstandsfähigkeit gegen Wellenbewegung und Strömung findet sich diese Art auch ganz ausnehmend häufig an Orten, die von Dampfern passiert werden, Schiffsanlegestellen und Badeanstalten. In letzteren ist sie wegen der sich an die Körperteile anschmiegenden, verstrickten Triebe sehr gefürchtet; es gelingt oft selbst geschickteren Schwimmern nicht, sich ohne Hilfe aus den Umschlingungen des Krautes zu befreien.

In Europa ist *P. perfoliatus* fast überall häufig, fehlt nur in den südlichsten Mittelmeerländern, steigt in den Gebirgen bis in die Bergregion auf; ist ausserdem in Nordafrika, Asien, Nordamerika und Australien verbreitet.

Die meist knickig hin- und hergebogene Grundachse wurzelt je nach den Bodenarten in verschiedener Tiefe, oft nur wenige Zentimeter, mitunter bis über 1 dm. Sie ist im Sommer ziemlich dünn und meist reichlich verzweigt; zahlreiche Wurzeln sorgen für ihre Verankerung. Ob die Reserveknospen zahlreich zum Austreiben gelangen, oder nicht in grösserer Zahl, scheint im wesentlichen durch die Standortsbedingungen veranlasst. Der sich in die Höhe richtende Stengel trägt am Grunde meist 6 Niederblätter, ehe die Laubblätter beginnen (154), er wird besonders in fliessendem Wasser bis zu 6 m lang und besitzt bis zu 2 dm lange, in stehendem Wasser oft sehr verkürzte Stengelglieder. Mitunter finden sich auch in stärker fliessendem Wasser Formen mit verkürzten Stengelgliedern, die gleichfalls einer Anpassung an die Wasserbewegung ihre Gestalt zu verdanken scheinen. Bei ihnen sind die Blätter auffällig breit und sich stark deckend, so dass dadurch auch ein verhältnismässig geringer Wasserwiderstand hervorgebracht wird. Das ganze Gebilde ist dickwalzlich und sieht schwanzförmig aus (var. *caudiformis* A. u. G.).

---

[1]) Vgl. von Martens und Kemmler, Flora von Württemberg, 3. Aufl. S. 158.

[2]) Vgl. Borbas, in Földr. Közl. 1891. S. 454.

Der Gefässbündelverlauf ist dem von *P. natans* (s. S. 426) ähnlich (vgl. Schenck 144, S. 40), sonst zeigt aber die Art verschiedene bemerkenswerte Eigentümlichkeiten, von denen besonders die geringe mechanische Verstärkung hervorgehoben zu werden verdient. In dem ziemlich stark entwickelten Rindengewebe, in dem sich meist etwa 4—6 Kreise von Luftkammern befinden, sind nur wenige oder mitunter gar keine mechanischen Elemente. Auch der Zentralzylinder besitzt sehr wenig feste, unterbrochene Bastbündel. Der Xylemteil ist sehr reduziert, indem die ursprünglich in ihm angelegte Gefässgruppe zu einem grossen Interzellulargang, welcher mit Flüssigkeit erfüllt erscheint, resorbiert ist. Der Gang gewinnt durch tangentiale Teilungen der ihn umgebenden Zellen ein ziemlich bedeutendes Lumen. Nur im Stengelknoten bleiben die Netz- und Spiraltracheïden erhalten (Fig. 250 B). Die Endodermis lässt gar keine oder nur ganz geringe Verdickung der Innen- und Seitenwände erkennen, meist sind nur an den den Gefässbündeln anliegenden Teilen die Casparyschen Punkte deutlich sichtbar (Fig. 250 B, bei E). Der Bastbelag der Gefässbündel ist gleichfalls sehr schwach, er besteht meist nur aus einschichtigen Lagen sehr wenig verdickter Zellen. Trotz dieser geringen Ausbildung der mechanischen Elemente sind die Stengel von *P. perfoliatus* ziemlich zähe, dabei wenig starr und sehr bieg-

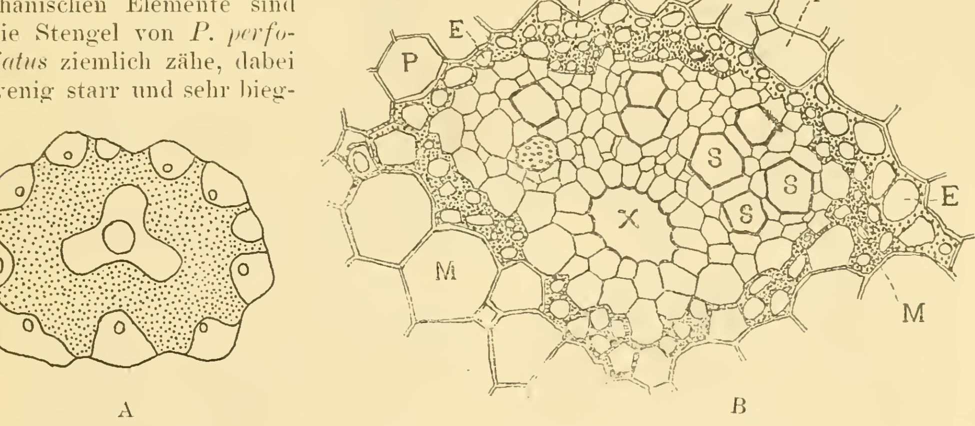


Fig. 250. *Potamogeton perfoliatus.*
A Querschnitt durch den Zentralzylinder des Stengels, 45 : 1, (nach Raunkiär);
B Querschnitt durch ein Gefässbündel.
X Xylemgang, von Holzparenchym umgeben; P Rindenparenchym; E Endodermis; M mechanische Zellen
S Siebröhren; M Mark. 340 : 1. (Nach Schenck.)

sam. Diese eigentümliche Struktur ist der Grund, weshalb die Pflanze trotz ihrer verhältnismässigen Grösse und Dicke so auffällig jeder Wasserbewegung folgt und auch von allen Arten gegen Wasserbewegung, wie bereits oben bemerkt, die widerstandsfähigste ist. Für ziemlich starke Wasserströmungen reicht die Haltbarkeit aus, nicht aber für vom Wasser getriebene Gegenstände, Holzstücke, Zweige etc. Wie auch Sernander (171) beobachtete, werden von treibenden Ästen etc. oft grosse Mengen von Zweigen losgerissen, sie schwimmen fort, bis sie irgendwo hängen bleiben und sich in der bekannten Weise bewurzeln.

Im Herbst beginnen noch vor dem Froste die Blüten tragenden Triebe abzusterben und meist stückweise mit den Fruchtständen sich abzulösen. An den jüngeren Trieben entspringen zu dieser Zeit nach Sauvageau (137 S. 112, Fig. 21) noch den blühenden Laubsprossen ähnliche, meist sehr breitblätterige Triebe, die keine Blüten mehr entwickeln, sondern lediglich den Zweck haben, die Zeit der Assimilation zu verlängern, also die Menge der Reserve-

stoffe für den Winter zu vermehren. Nach diesen Trieben erzeugt die Grundachse nunmehr Winterknospen, die das Ausdauern der Pflanze sichern sollen.



Fig. 251. *Potamogeton perfoliatus.*

1 Winterknospen an der Grundachse. 2 Austreibende Winterknospen. 3 Laubtrieb aus einer Winterknospe hervorgegangen. 4 Winterknospe in der Achsel eines Laubblattes (Dezember). 5 Zweig der normalen Pflanze. 6 var. rotundifolius Sonder. 7 var. pseudodensus Aschers. u. Graebner, (sehr dicht beblätterter Trieb). 8 var. cordati-lanceolatus Mert. u. Koch. 9 var. Richardsonii Bennett.
1 : 1. (3 nach Sauvageau, das übrige Original.)

Die Stengelglieder des Rhizoms werden kürzer und dicker, und der sich aufrichtende Spross wird bis über 5 cm lang und bleibt von unten bis oben ganz mit Niederblättern bedeckt (Fig. 251, 1); meist ist er etwas zurückgebogen. An

schwächlichen Trieben entsteht meist nur eine Winterknospe; aus dem letzten Niederblatte der Grundachse ragt dann gewöhnlich die Fortsetzungsknospe bereits hervor, um im nächsten Jahre neue Sprossgenerationen anzusetzen; bei kräftigen Pflanzen finden sich indessen bis 5 Winterknospen-Generationen hintereinander. Die Fortsetzungsknospe der Grundachse ist in diesem Falle entweder verlängert oder noch von ihrem Ursprungsblatte verborgen. Im Winter besitzt die Art keine lebenden grünen Teile mehr. Das Austreiben geht bei Wiedereintritt der Wärme ziemlich schnell vor sich; im Laboratorium keimten die Knospen sehr rasch. Die jungen, ziemlich schwächlichen Laubtriebe (Fig. 251, 2, 3) besitzen zunächst Blätter, die denen der Mutterpflanze sehr unähnlich sehen; sie sind lanzettlich bis fast linealisch-lanzettlich oder spatelförmig, dabei dünn und durchscheinend. Normalerweise bleiben die Winterknospen im Boden stecken, sobald man indessen den Boden aufrührt, tauchen sie an die Oberfläche empor und schwimmen fort und zwar zumeist einzeln, denn die zwischen ihnen befindlichen Grundachsenstücke sind ausserordentlich brüchig, beim geringsten Versuche, sie zu biegen, pflegen sie durchzubrechen. Die hinteren Rhizomteile sterben meist frühzeitig ab und im Januar fand ich mehrere Knospen, die sich durch Absterben der Grundachse getrennt hatten, bei den meisten war sie ganz erhalten.

Die Blätter sind rundlich bis länglich-eiförmig, gewöhnlich nicht über 6, selten bis 12 cm lang und bis 3,5, selten bis 6 cm breit, auch an der Spitze flach und am Grunde tief herzförmig. Das Mittelstreifnetz ist ziemlich undeutlich; jederseits verlaufen meist etwa 8—10 Längsnerven, von denen zwei dicker sind. Der Rand ist gezähnelt, auch mitunter etwas gekräuselt. Den anatomischen Bau, der nichts bemerkenswertes aufweist, beschreibt Schenck (144, S. 24). — Die Veränderlichkeit der Blattgestalt ist bei dieser Art gleichfalls sehr gross, nur ist es schwer, diejenigen Formen, die lediglich Standortsverhältnissen ihr Dasein verdanken, von feststehenden Rassen zu unterscheiden. Als ich mit der Bearbeitung dieser Art für die Synopsis der mitteleuropäischen Flora beschäftigt war, glaubte ich in der Mehrzahl der Formen unbeständige Dinge vor mir zu haben, musste mich aber durch mehrjährige Kulturen überzeugen, dass mehrere Formen anscheinend durch Anpassung an ökologische Verhältnisse konstant geworden sind. So z. B. die var. *pseudodensus* A. u. G. (Fig. 251, 7); sie stellt eine reich verzweigte, dünnstengelige Form mit dünner Grundachse und auch schlankeren Winterknospen dar, die ich zuerst im Wasser der Heidetümpel fand und deshalb für eine Art Hungerform hielt; seitdem habe ich sie mehrfach in verschiedenen flachen Gewässern gefunden, für die sie charakteristisch zu sein scheint. In ihrer Blattform erinnert sie an *P. densus*, für den sie wegen ihres kurzen, dichten Wuchses mehrfach gehalten wurde. Ihr nahe steht augenscheinlich eine sehr zierliche Form der Gebirgsbäche, var. *gracilis* Fries, die rundliche bis schmale, oft an *P. praelongus* erinnernde, ganz auffallend dünnhäutige durchscheinende Blätter und derbe Stengel besitzt. Gleichfalls ziemlich beständig zeigt sich die vorerwähnte var. *caudiformis* A. u. G. mit anliegenden, fast rundlichen Blättern, während die meist als var. *densifolius* Meyer bezeichnete Abart mit streng zweizeilig stehenden, dicht gestellten Blättern wohl ihren Ursprung dem Standorte an flachen, schlammigen Ufern, in Teichen und Altwässern verdankt; wenigstens fand ich sie mehrfach unbeständig. — Gleichfalls Standortsformen scheinen die Mehrzahl der übrigen Abarten zu sein. Die typische Form bekommt in sehr tiefem Wasser bis 2 dm lange untere Stengelglieder (var. *protensus* A. u. G.), in sehr nährstoffreichem Wasser, z. B. an der Einmündung der Kloaken in die Flüsse, sehr grosse bis 1 dm lange und 6 cm breite Blätter (var. *macrophyllus* A. u. G.). — In stärker fliessendem Wasser werden häufig (vgl. indessen oben var. *caudiformis*) neben den Stengelgliedern auch die Blätter verlängert und zwar zeigen sie von eiförmig-lanzettlicher Gestalt (var. *cordati-lanceolatus* Mert. u. Koch

Fig. 251, 8) alle Übergänge durch herzförmige zugespitzte (var. *Richardsonii* A. Bennett, Fig. 251, 9) zu lanzettlicher Form (var. *lanceolatus* Blytt). Spätere Untersuchungen müssen lehren, welche von diesen Formen ein höheres ökologisches Interesse beanspruchen. Sehr rundblätterige Formen des Typus werden als var. *rotundifolius* Sonder (Fig. 251, 6) bezeichnet.

Meyer beschreibt[1]) eine Landform als var. *terrestris*, nach Fryer[2]) erzeugt *P. perfoliatus* indessen keine echten Landformen, eine Bemerkung, die auch mit meinen Beobachtungen übereinstimmt. Meyer hat wahrscheinlich eine Form des schlammigen Wassers vor sich gehabt.

Die Nebenblätter dieser Art sind auffällig dünn und fein, weisslich, sie sind breiteiförmig und selten länger als 1 cm, sterben meist sehr früh ab und zersetzen sich bald.

Die bis etwa 3 cm lange, meist ziemlich dichte Ähre steht auf einem bis 5 cm langen, etwas dicklichen Stiele. Die Blüten entwickeln sich meist von Juni bis August, sind in dreigliederigen Wirteln angeordnet. Die sehr ausgeprägt protogynischen Blüten (**6**, **208**, Kirchner) zeigen nach Warnstorf (**208**) die im allgemeinen Teile erwähnte Parallelstellung der Anhängsel des Konnektives zur Blütenachse sehr deutlich, es wird dadurch der herabfallende Pollen besonders gut aufgesammelt (vgl. S. 419). Die Annahme, dass durch diese Stellung der vom Winde herbeigetragene, nicht der aus den Antheren austretende (sonst ins Wasser gleitende) Pollen gefangen werde, hält Kirchner mit Recht für irrtümlich, da ja die Narben in diesem Stadium der Blüte bereits verwelkt sind. Nach Warnstorf ist der Pollen weiss und seine Körner besitzen eine eiförmige bis elliptische Form von 44—50 μ Länge und 37,5 μ Dicke; sie führen reichlich Stärke. Auch bei dieser Art krümmen nach der Blüte die Ährenstiele die Ähre ins Wasser zurück.

Die Früchtchen sind schief-verkehrt-eiförmig, kaum 3 mm lang, besitzen eine deutlich konvexe Bauchkante und ein meist etwas hakig nach der Rückenkante gebogenes, etwa 1 mm langes Spitzchen, und sind seitlich etwas eingedrückt, so dass der spiralig eingekrümmte Embryo deutlich erkennbar ist. Das Schwimmvermögen ist nur gering und von kurzer Dauer, sodass die Früchte bald untersinken (**155**, S. 116). Die Verbreitung geschieht deshalb neben dem Abtreiben der ganzen Fruchtstände mit losgerissenen Zweigen, hauptsächlich durch Wasservögel. Die hakige Spitze erleichtert ja auch das Anhaften erheblich. Nach Sauvageau (137, S. 169) keimen die Früchtchen erst nach mehreren Monaten oder gar erst nach einem Jahre.

Verwendung findet diese Art, ausser zum Düngen von Äckern, trotz ihres massenhaften Vorkommens nicht, nach Berchtold (21, S. 46) wird sie von allem Vieh verschmäht. Namentlich die im Herbst absterbenden Massen, aber auch die im Sommer angeschwemmten, verbreiten einen abstossenden Geruch.

P. praelongus Wulf. ist der vorigen Art, wie bemerkt, sehr ähnlich und von ihr am sichersten durch die an der Spitze kappenförmig zusammengezogenen Blätter zu unterscheiden. Auch in Bezug auf die Standorte sind beide ähnlich, aber *P. praelongus* ist weniger verbreitet. In Mitteleuropa ist er nur im norddeutschen Flachland und auch hier nur im östlichen Teile häufiger, im übrigen Gebiete nur vereinzelt und oft auch weite Strecken fehlend. Im südlichen Europa fehlt die Art ganz, ist aber noch in West-Sibirien, (Himalaya?) Japan und Nordamerika beobachtet.

Die vegetativen Teile sind im ganzen kräftiger und grösser als die von *P. perfoliatus*. Die Grundachse ist dicker und meist weniger verzweigt. Der

[1]) Meyer, G. F. W., Flora Hanoverana excursoria. 1849. S. 535.

[2]) Journ. of Bot. Bd. 25. 1887. S. 309.

Stengel trägt am Grunde meist nur Niederblätter, ist meist oberwärts ziemlich reich verzweigt, bis über 2 m lang und fast stets von Blatt zu Blatt deutlich knickig gebogen, auch ist er durch die weissliche Farbe auffällig. Anatomisch ist er erheblich fester gebaut als der der vorigen Art, er besitzt sowohl mechanische Elemente in der Rinde (auch unmittelbar unter der Epidermis), als auch sind die Endodermiszellen, wenigstens soweit sie die Gefässbündel begleiten, deutlich U-förmig verdickt. In der Lagerung der Gefässbündel im Zentralzylinder weist die Art viel Ähnlichkeit mit *P. natans* auf (Fig. 252).



Fig. 252. *Potamogeton praelongus.* Querschnitt durch den Zentralzylinder des Stengels. Das Schwarze = mechanische Elemente. Das Weisse = Gefässbündel mit Xylemstrang, 45 : 1. (Nach Raunkiär.)

Die Überwinterungsform ist der von *P. perfoliatus* sehr ähnlich, nur sind alle Teile grösser und kräftiger. Die ziemlich tief im Boden kriechende Grundachse verdickt sich ziemlich stark, auf den letzten blühenden Laubtrieb folgt in der nächsten Sprossgeneration meist nur ein (selten zwei) verkürzter, nicht blühender Laubspross, der neben ziemlich grossen breiten Blättern kurze Stengelglieder besitzt. Er macht ganz den Eindruck, als ob er überwintern wolle, jedenfalls waren diese Triebe im Dezember noch frisch grün, eine Beobachtung, die auch Raunkiär gemacht hat. Auch die Winterknospe am Ende der Grundachse steht fast stets einzeln, selten sind zwei Generationen; sie ist in ihrer Form wohl die kräftigste der Gattung (Fig. 253, 1) und stimmt in der Form fast mit der von *P. perfoliatus* überein, ist jedoch gerader und das unterste verdickte Stengelglied über der Reserveknospe ist oft deutlich verlängert.

Die Blätter sind, wie bemerkt, mit denen von *P. perfoliatus* in der Knospenlage übereinstimmend, sie besitzen meist eine länglich-lanzettliche Gestalt, sind bis erheblich über 1 dm lang und bis über 4 cm breit. Am Grunde sind sie etwas verschmälert, seicht herzförmig ausgerandet. Die Zahl der Längsnerven beträgt meist nur fünf, und auch die Quernerven sind weiter von einander entfernt als bei *P. perfoliatus*. Der Rand des Blattes ist völlig ganz und besitzt keine feinen Zähnchen, dagegen ist er meist fein gekräuselt. Sehr eigentümlich ist auch die kappenförmig zusammengezogene Spitze (Fig. 253, 2, 3). Das Mittelstreifnetz ist deutlich. — Die Veränderlichkeit der Blattgestalt ist nicht so gross, wie die der vorigen Art, wenn auch die Länge und Breite nach der Stärke der Wasserströmung erheblich abändert; es erscheinen diese Formen aber alle nur durch die zufällig herrschenden Verhältnisse bedingt. Sehr auffällig sind die breitblätterigen Formen, die bis 6 cm breite Blätter erreichen (var. *latifolius* Alpers). Eine kleinblätterige Abart ist var. *brevifolius* Celak. — An vom Wasser verlassenen Orten stirbt

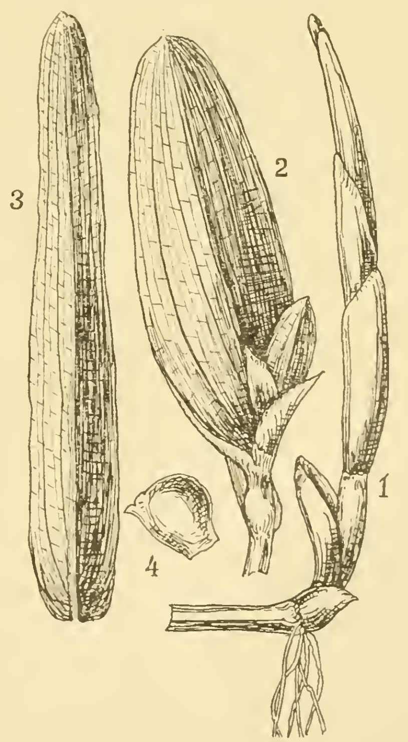


Fig. 253. *Potamogeton praelongus.* 1 Winterknospe an der Grundachse (n. Raunkiär); 2 Blatt der normalen Pflanze; 3 einer schmalblättrigen Form; 4 Früchtchen vergrössert. (Orig.)

die Pflanze ab[1]), bildet also keine Landform. Die Nebenblätter sind derb, nicht hinfällig, meist hellbräunlich bis strohgelb gefärbt, bis 6 cm lang.

Die Ährenstiele sind namentlich in strömendem Wasser oft sehr verlängert, sie werden bis über 2 dm lang und tragen eine meist 3—5 cm lange, ziemlich dichte oder am Grunde lockere Ähre, die sich an der Wasseroberfläche auf dem oft schrägen Stiel aufrichtet. Die Blütenverhältnisse scheinen denen von *P. perfoliatus* ähnlich, die Früchtchen sind aber bedeutend grösser, sie sind etwa 4 mm lang, halb-verkehrt-breit-herzförmig, mit fast gerader Bauchkante und in deren Verlängerung mit kurzem, etwa 1 mm langem Spitzchen. Auch die Art der Fruchtverbreitung dürfte mit der von *P. perfoliatus* übereinstimmen.

8. Potamogeton lucens L. 9. P. Zizii Mert. u. Koch.

Diese beiden nahe verwandten, eine Gesamtart bildenden, von manchen Schriftstellern nur als Formen einer Art betrachteten Pflanzen sind beide durch sämtlich in einen kurzen geflügelten Stiel verschmälerte, gezähnelt-rauhe Blätter mit undeutlichem Mittelstreifnetz ausgezeichnet. Wie S. 423 bemerkt, haben sie mit den nachfolgenden Arten der Gruppe *Heterophylli* oberwärts deutlich verdickte Ährenstiele gemeinsam. Der Stengel ist verzweigt und die Früchtchen sind stumpf oder stumpflich gekielt. Bei beiden Arten ist der Glanz der jungen Blätter oft sehr ausgeprägt. Schwimmblätter sind sehr selten entwickelt.

Potamogeton lucens L. Im ganzen Gebiete in stehendem und fliessendem Wasser, namentlich in tiefen Gewässern meist sehr gesellig wachsend und öfter ganze Buchten etc. ausfüllend, in den Alpen bis 1900 m im Oberengadin nach Overton, nach Schröter[2]) meist nicht viel über 1000 m aufsteigend. In Europa fehlt *P. lucens* nur im nördlichen Teile von Skandinavien und Russland, sowie im südlichsten der 3 Mittelmeerhalbinseln, findet sich aber noch in Nord-Afrika. Vom westlichen und nördlichen Asien bis zum Himalaya und in Nord-Amerika ist die Pflanze gleichfalls verbreitet. In der Begleitung von *P. lucens* an seinen charakteristischsten Standorten finden sich fast nur andere *Potamogeton*-Arten, namentlich *P. perfoliatus*, und an den tieferen Stellen *Characeen*. Nicht selten kann man in ruhigen Buchten der Landseen einen heftigen Kampf zwischen unserer Art und *Stratiotes aloides* L. beobachten, bei dem meist der *Potamogeton* unterliegt, wenn die Wasserschere das Gewässer zu erfüllen beginnt. In sehr grossen Landseen, bei denen die Wellenbewegung häufig recht erheblich ist, bildet namentlich die Form *acuminatus* Fries mit hornartig aus dem Wasser hervorragenden Blattspitzen grosse Bestände, die von den Fischern sehr gern gesehen werden, da sie den Fischen und namentlich ihrer Brut guten Schutz gewähren. In Hinterpommern und Westpreussen heissts nicht selten: Wo das Wasser Stacheln hat, gibts viel Fische.

Die Grundachse von *P. lucens* kriecht meist sehr tief, bis 5 dm im Boden. (Sauvageau 137, S. 116), ist infolgedessen schwer zu erreichen und bricht besonders gegen den Winter hin leicht. Irmisch (88, S. 13) beobachtete an einer Stelle, augenscheinlich in flachem Wasser, mehrere Lagen von Rhizomen oberhalb derer von *P. lucens*, und zwar als oberste Lage *Ranunculus lingua* und *Hippuris vulgaris* verflochten, darunter die eines *Sparganium*. Die bis über 1 cm dicke Grundachse ist etwas von oben nach unten flach gedrückt, und namentlich im Herbst und Winter sind die Knoten, an denen die schuppenartigen Niederblätter

---

[1]) Fryer, in Journ. of Bot. Bd. 25. 1887. S. 309.

[2]) Berichte Schweizer. Bot. Gesellsch. VI. S. 96.

sitzen, stark eingeschnürt. Die einzelnen Stengelglieder des Rhizoms sind etwa (1,5 bis) 3 bis 10 cm lang und zeigen im Querschnitt ein ungeheuer stark entwickeltes, im Winter Stärke führendes Rindenparenchym. Die Wurzeln brechen meist erst weit hinter der Spitze der Grundachse, gewöhnlich erst an der dritten vollentwickelten Generation hervor, nachdem sie bereits längere Zeit vorher im Rindenparenchym der Knoten verborgen waren. Eine Eigentümlichkeit der sonst nach dem Typus gebauten Sprossverbände ist, dass die Reserveknospe in der Achsel des bei dieser Art lang scheidenförmigen und derb lederartigen dritten Blattes der Generation meist erheblich später als der Hauptspross (nach Raunkiär meist im ersten Jahre überhaupt nicht) austreibt, aber lange lebensfähig bleibt. Das vierte und fünfte Blatt sind dem dritten ähnlich gebaut, aber länger, sie umschliessen den unteren Teil des aufstrebenden Stengels vollständig bis zur Oberfläche des Erdbodens. Das vierte Blatt ist fast stets knospenlos, während sich in der Achsel der folgenden Blätter immer Knospen finden. Aus den Knoten all dieser Blätter entspringen häufig Seitenwurzeln, die sehr wesentlich zur Verankerung der Sprosse in tiefem Wasser beitragen. Zumeist das siebente Blatt ist dann ein Laubblatt, es ist in ein deutliches, häutiges Nebenblatt und ein pfriemenförmiges, derbes, fast fleischiges Blatt gegliedert. Von nun an ist die Ausbildung der Blätter einigermassen nach den Standortsverhältnissen und der Dichtigkeit der Bestände verschieden. Wachsen die Pflanzen kurz und kräftig, so zeigt bereits das folgende (achte) Blatt eine deutliche, dünne Spreite, die in eine mehr oder weniger lange, derbe, pfriemliche Spitze ausläuft, und oft ist das neunte Blatt schon ein völlig normales Laubblatt. In dichten Beständen, an sehr schlank wachsenden Trieben, bleiben die Blätter dagegen mehr oder weniger lange unvollkommen, pfriemenförmig. Die Deckung der Scheidenränder ist nach Irmisch wechselnd, doch überwiegt der Fall, dass der rechte Rand des Blattes den linken deckt. — Über die Wurzelanatomie vgl. Sauvageau (134).

Die Überwinterung und vegetative Vermehrung geht am ausgiebigsten durch die Grundachse vor sich. Im Herbst beginnt diese sich mächtig zu entwickeln, die Achsenglieder verkürzen sich, schwellen aber dafür besonders stark an und füllen sich mit Stärke. Hauptknospen wie Nebenknospen bleiben im Knospenzustande und man findet fast stets mehrere (nach Irmisch bis vier) vollentwickelte Sprossgenerationen hintereinander ohne entwickelte Triebe. Diese Knospen wachsen (bis auf die jüngsten) bis zur Länge von etwa 1 dm heran und sind völlig von den oben erwähnten, scheidenartigen, derben Niederblättern eingehüllt, seltener lugt das unterste Laubblatt aus dem Gebilde hervor. Ganz ähnlich verhalten sich einige der oben bereits erwähnten, häufig im Ruhezustande verharrenden Reserveknospen der Haupttriebe (in der Achsel des dritten Blattes). Diese beginnen (soweit sie nicht im Herbst absterben), wenn der dazugehörige Laubtrieb (der Muttersspross derselben) anfängt abzusterben, ihr Wachstum, sie schwellen an und geben zuletzt im Winter oft genau dasselbe Bild wie die Knospen der Haupttriebe (Fig. 254, 5). Ihr Grundachsenteil hat sich bis zur Bodenoberfläche verlängert und die obersten Blätter ragen aus dem Schlamm hervor. Mitunter fand ich im Frühjahr solche Beisprosse, vollständig von der Mutterpflanze losgelöst, an der Oberfläche. Die Fortsetzungsknospe der Grundachse ist oft in ihr Ursprungsblatt, häufig auch in das erste Blatt ihres eigenen Sprosses eingeschlossen. Nach Sauvageau (137, S. 117) sind an den knollig angeschwollenen Grundachsen die Reserveknospen nicht ausgebildet, die Überwinterungsform der Grundachsenspitzen bedeutet also keine Vermehrung der Individuen, wie bei vielen andern Arten. Schon am Grunde des letzten Laubtriebes befindet sich meist keine Reserveknospe, erst die weiter nach hinten liegenden bilden die oben erwähnten Winterknospen. Das Austreiben der aus den Reserveknospen hervorgehenden Winterknospe beginnt mit der Bildung von

Wurzeln, die in Kränzen um die untersten Knoten entstehen. Zugleich strecken sich die oberen Stengelglieder und die ersten Blätter erscheinen. Auch die angeschwollenen Grundachsenteile überwintern wurzellos.

Sauvageau hat beobachtet, dass mitunter vor den verdickten Endgliedern der Grundachse, durch dünne Stengelglieder von ihnen getrennt, sich schon verdickte, in Laubsprosse ausgewachsene Generationen fanden. Er deutet diese

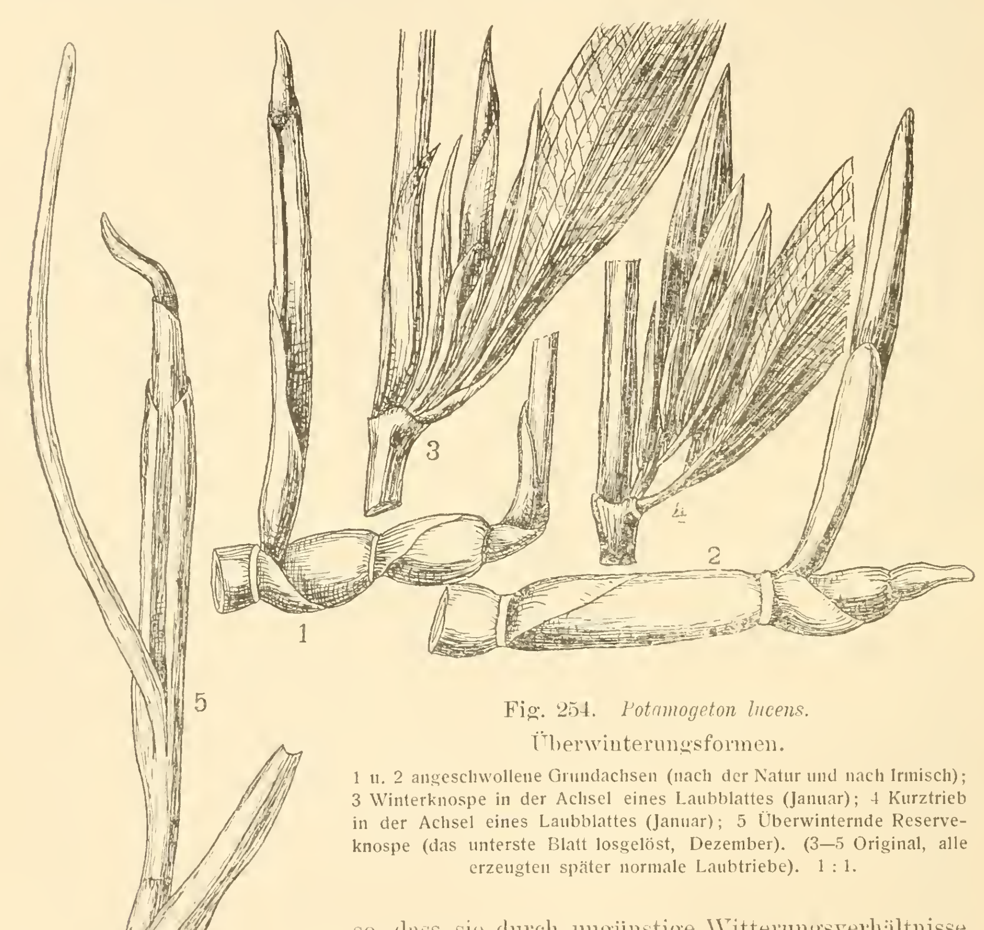


Fig. 254. *Potamogeton lucens.* Überwinterungsformen.

1 u. 2 angeschwollene Grundachsen (nach der Natur und nach Irmisch); 3 Winterknospe in der Achsel eines Laubblattes (Januar); 4 Kurztrieb in der Achsel eines Laubblattes (Januar); 5 Überwinternde Reserveknospe (das unterste Blatt losgelöst, Dezember). (3—5 Original, alle erzeugten später normale Laubtriebe). 1 : 1.

so, dass sie durch ungünstige Witterungsverhältnisse im Spätsommer gebildet waren, dann aber bei Eintritt wärmeren Wetters wieder austrieben.

Ausser dieser Form der Überwinterung fand ich nur selten die Ausbildung von Winterknospen an den beblätterten Stengeln, und zwar traten diese in zweierlei Form auf; erstens fanden sich an den absterbenden Blütenstengeln in den Achseln von Laubblättern Laubsprosse mit schmalen, fast linealischen Blättern und verkürzter, verdickter Achse (Fig. 254, 4). Die zweite Form dieser Knospen ist denen aus den Reserveknospen der Grundachse ähnlich: an einem kurzen Stengelteil sitzen 2 schmale und kurze Laubblätter; das oberste, stark entwickelte Nebenblatt schliesst die Knospe ein, aus der oben meist ein pfriemliches Laubblatt hervorragt (Fig. 254, 3). In wärmeres Wasser gebracht, treibt die Knospe bald Wurzeln und die Glieder verlängern sich.

Eine sehr ausgiebige Art vegetativer Vermehrung ist bei dieser Art die im allgemeinen Teile besprochene, durch abgegliederte Zweigstücke. *P. lucens* hat sowohl an den Haupttrieben, als an den Seitentrieben besonders gegen den Herbst hin ziemlich kurzgliederige, dicht beblätterte Sprosstücke, die an den kürzeren Zweigen (in der Nähe des Gewässergrundes) überwintern. Wenn ein solcher Spross abgetrennt ist, so entwickeln sich aus ihm sehr eigentümliche, der Mutterpflanze wenig ähnliche, dünne Sprosse, von denen der erste kurz bleibt und nur einige kurze, pfriemenförmige Laubblätter trägt, aus ihm geht am Grunde ein langer, dünner, horizontaler wurzelnder (Grundachsen-) Spross hervor, der mehrere Generationen dünner, aufrechter, mit einem linealischen derben und einigen schmal-lanzettlichen, häutigen Laubblättern besetzter Triebe erzeugen kann, ehe er irgendwo festwurzelt und sich dann allmählich zur normalen Pflanze kräftigt (Fig. 230, 1). Im Winter (Januar) fanden sich ausser Stengelteilen nur noch die Blätter der oben erwähnten Winterknospen grün.

Im anatomischen Bau sind die Stengelorgane dieser Art sehr interessant, weil sich in den verschiedenen Teilen sehr abweichende Typen des Gefässbündelverlaufes finden, ein Zeichen, dass Schlüsse aus der Stengelanatomie monokotyler Wasserpflanzen nur sehr mit Vorsicht verwandt werden dürfen (vgl. auch 67). Sauvageau (137, S. 118) hat die Verhältnisse eingehend untersucht. In den dicken Gliedern der Winterknospen sind die Gefässbündel in ziemlich grosser Zahl kreisförmig unmittelbar der Endodermis angelagert, und die sonst im Stengel so deutliche (sonst schon durch die ovale Form des Querschnittes angedeutete) Mediane ist nur durch jederseits ein etwas stärker nach innen vorspringendes Gefässbündel angedeutet. Der Stengel zeigt meist den von Schenck und Raunkiär (Fig. 255) angegebenen Bau, nämlich das Vorhandensein eines grossen Xylemganges (vgl. *P. perfoliatus*, S. 443, Fig. 250 B) in der Mitte, der seitlich fast unmittelbar von mechanischen Zellen umgrenzt ist und die Siebröhrengruppen scheidet. Mitunter aber finden sich zwei Luftgänge in der Mitte, die durch mechanische Zellen getrennt sind. In den seitlichen Gefässbündeln liegen meist zwei oder drei, seltener nur ein Luftgang. Die Endodermiszellen sind entweder U-förmig oder ringsum verdickt. Die Zahl der Rindenbündel nimmt meist nach oben in der Pflanze zu, in den obersten Stengelgliedern verlaufen bis etwa 100. Mit der Zunahme an Zahl nimmt ihre Grösse und Stärke ab, die obersten sind meist sehr dünn, die unteren gleichen oft fast Gefässbündeln. Sauvageau macht dazu die interessante Bemerkung, dass die Pflanze, in ruhigen Bassins kultiviert, eine ganz unregelmässige Anordnung der Rindenbündel aufweist, da nämlich nicht selten einige Internodien mit zahlreichen Bündeln von solchen mit wenigen unterbrochen sind.

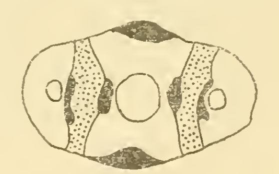


Fig. 255. *Potamogeton lucens.* Querschnitt durch den Zentralzylinder des Stengels. Das Schwarze — mechanische Elemente. Das grosse mittlere Bündel mit sehr grossem Xylemgang. 45 : 1. (Nach Raunkiär.)

Die Blattstellung wechselt bei dieser Art merkwürdig im Verlaufe eines Sprosses: während die untersten Blätter, soweit sie Niederblätter sind, streng zweizeilig stehen, bis zum untersten Laubblatte alternieren, ändert sich diese Anordnung von da ab sehr merklich. Zwischen den Laubblättern nimmt die Blattstellung einen Verlauf an, der deutlich eine nach links aufsteigende Spirale erkennen lässt, die nachher (öfter nach einigen Schwankungen im unteren Teile) die 2/5-Stellung annimmt, so dass also das elfte Blatt nach dem zweiten Umlauf über dem sechsten, das zwölfte Blatt genau über dem siebenten steht. Bei den Seitentrieben haben auch die Niederblätter und Nebenblätter meist gleich dieselbe Blattstellung, die erst in die streng zweizeilige wieder übergeht, wenn ein neuer Horizontalspross (Grundachse) erzeugt wird.

Die jungen Blätter, in deren Oberhaut sehr früh das Öl zur Ausbildung kommt, besitzen eingerollte Spreitenhälften, ähnlich wie *P. natans* (vgl. Fig. 231. 1), neben der dicken Mittelrippe ist jede Blatthälfte für sich eingerollt. Bei dieser Art ist auch der Schleim zwischen den jungen Teilen (vgl. S. 417) besonders stark entwickelt. Hier beobachtete ihn Irmisch (90. S. 133) zuerst. ' Verfolgt man einen normalen Spross vom Grunde an, so bemerkt man, dass oberhalb der meist im Schlamm verborgenen Niederblätter zunächst ein oder einige pfriemliche, binsenförmige Blätter (vgl. S. 414) stehen, die zumeist nur mässig lang sind, selten aber, namentlich wenn sich ihre Zahl erhöht, sich auch mehr oder weniger verlängern, so dass sie selbst den Phyllodien von *P. natans* sehr ähnlich werden können. Die oberen dieser binsenartigen Blätter tragen etwa in ihrer Mitte oder darüber jederseits eine kleine Blattfläche, bilden also den Übergang zu den flachen Laubblättern, die den grössten Teil des Stengels einnehmen.

Die untergetauchten Blätter, die oft sehr gross sind, bis über 3 dm lang und 4.5 cm breit, sind am Rande fein gezähnelt. Ihre Gestalt ist ziemlich wechselnd. Die unteren sind durch gestreckte Stengelglieder oft entfernt von einander, die oberen etwas genähert, aber nicht kürzer gestielt als die normal ausgebildeten unteren. Meist sind sie alle, wenigstens in der Jugend sehr glänzend. Schwimmblätter sind nicht vorhanden. Während die meisten Formen (var. *vulgaris* Chamisso) länglich-lanzettliche, spitze Blätter besitzen, die meist länger als die Ähren sind, findet sich in seichten, stehenden Gewässern die var. *nitens* Chamisso mit ovalen bis elliptischen, stumpfen, nur mit einer kurzen Stachelspitze versehenen Blättern, die etwa so lang als die Ähren sind. Die Abart *vulgaris* kann auch an den verschiedenen Standorten sehr abändern, so findet sich in fliessendem klarem Wasser seltener die var. *longifolius* Cham. u. Schlechtd. (var. *macrophyllus* Wolfg., Fig. 256. 3) mit 4 dm langen und 3 cm breiten Blättern. In tiefen Seen etc. ist eine Form charakteristisch, bei der die fast dornartig feste Mittelrippe der oberen Blätter über die Blattfläche hervorragt und meist über die Wasseroberfläche sich erhebt. Häufig zeigt das Blatt dabei noch seine Form, wie sie an den mittleren Stengelblättern fast durchweg gefunden wird (var. *cornutus* Presl), in ganz typischer Ausbildung sind bei dieser Form aber die oberen Blätter lang zugespitzt, die Ränder oberwärts eingerollt. Bei dieser Pflanze sind auch die untersten, binsenartigen Blätter besonders häufig (var. *acuminatus* Schumacher, Fig. 256. 4). Gerade diese Form des tieferen Wassers wird von den Fischern gern gesehen, da sich die grösseren Fische gern in ihren grossen Beständen aufhalten sollen (21). Eine Form mit lauter pfriemlichen Blättern beobachtete Viviand-Morel (158).

Die Nebenblätter sind bei *P. lucens* ziemlich stark entwickelt, sie werden bis 8 cm lang und sind derb, meist bleibend, nicht hinfällig, an der Spitze abgerundet.

Der bis auf 7 mm verdickte Ährenstiel ist durch seine im Innern ausgebildeten Luftkammern zum Aufsteigen aus dem Wasser geschickt und besitzt im jungen Zustande die Fähigkeit, sich zum Emporheben des Blütenstandes bis über 25 cm zu verlängern. Die Blüten, welche in ziemlich dicht angeordneten, drei-(selten vier-)gliederigen Wirteln stehend, eine bis 6 cm lange Ähre bilden, entwickeln sich von Juni bis August, sind in derselben ausgeprägten Weise protogynisch wie die von *P. natans*, und geben ihre Anemogamie durch den reichlichen, als gelblichweisser Staub austretenden Pollen zu erkennen, der sich auch auf der Oberfläche des Wassers ausbreitet. Die Pollenkörner sind weisslich, unregelmässig tetraëdrisch, mit einem Durchmesser von 25—28 μ (Warnstorf, **208**). Nach der Befruchtung sinken die Ähren dadurch allmählich unter den Wasserspiegel, dass sie von den an ihrer Spitze fortwachsenden Zweigen herabgezogen werden.

Die Früchtchen, welche fast kreisrund, am Rücken mit einem sehr stumpfen Kiele und oberwärts mit sehr kurzen Spitzchen versehen sind, besitzen kein oder fast kein Schwimmvermögen, wie dies auch bei den noch folgenden Arten, soweit sie darauf untersucht sind, der Fall ist. (K.)



Fig. 256. *Potamogeton lucens.*
1 Zweig der normalen Form, bei A mit keulenförmig verdicktem Ährenstiel. 2 Unterer Teil eines Laubstengels, bei A und B mit binsenförmigen Blättern. 3 var. longifolius Cham. u. Schlecht. 4 var. acuminatus Schum.; der Stiel ist über die Hälfte verkürzt. 1 : 1. Z. T. nach Reichenbach, z. T. Original.

Benützt wird *P. lucens* nur als Düngemittel, als Viehfutter findet er keine Verwendung, da er von allem Vieh verschmäht wird.

Potamogeton Zizii Mert. u. Koch steht, wie bemerkt, der vorigen Art so nahe, dass er von vielen Schriftstellern mit ihr vereinigt wird. In Mitteleuropa ist *P. Zizii* fast durch das ganze Gebiet sehr zerstreut bis selten, nur im nördlicheren Teile Deutschlands, namentlich im nordöstlichen ist er häufiger. Im Mittelmeergebiete fehlt er fast ganz, ebenso im grössten Teile von Russland und dem nördlicheren Skandinavien. In Asien ist die Art von Turkestan über den Himalaya nach China verbreitet, auch in Nordamerika und Australien beobachtet.

In ihren Standorten stimmt sie so mit *P. lucens* überein, dass sie mit ihr (wie auch mit *P. gramineus*) sehr häufig vergesellschaftet ist, soweit die Wassertiefe es zulässt, da *P. Zizii* meist kaum 1—2 m lang wird. Sie ist überhaupt in allen Teilen feiner und zarter als *P. lucens*, ihre oberen Blätter, die oft zu Schwimmblättern umgestaltet sind, sind meist länger gestielt als die unteren. Die Blätter erreichen eine Länge von über 1 dm und sind in ihrer Form ziemlich veränderlich, die untergetauchten sind häufig halbkreisförmig zurückgebogen. Nach den Niederblättern bilden sich nicht selten einige pfriemliche, binsenförmige Blätter aus, die eine Länge von 5—7 cm erreichen und dabei nur etwa 1 mm dick sind. Ich habe diese durch ihre Feinheit von denen von *P. lucens* verschiedenen unteren Laubblätter bisher nirgends erwähnt gefunden, sie aber an lebendem, wie an Herbarmaterial beobachtet. In fliessendem Wasser bilden sich meist keine Schwimmblätter aus und die untergetauchten werden schmal, lanzettlich bis länglich-lanzettlich (var. *elongatus* Mert. u. Koch, Rchb.). Die Stiele der oberen Blätter sind dabei ziemlich lang, die Blätter aber meist erheblich kürzer als die Ähren, oft nur $^1/_4$ so lang als diese. Eine sehr auffällige, hierher gehörige Pflanze ist die var. *splendidissimus* F. Schultz mit schmal-lanzettlichen bis fast linealischen Blättern. Selbstredend sind bei diesen Formen des fliessenden Wassers die Stengelglieder sehr gestreckt, oft bis 2 dm lang. Andererseits sind sie bei den Formen der stehenden, namentlich der flacheren Gewässer oft erheblich verkürzt, meist nicht über 1.5 cm lang, und die Schwimmblätter (meist bis etwa 3 cm breit) sind häufig entwickelt. Am zahlreichsten sind letztere bei der, auch sonst durch etwas schärfer gekielte Früchte ausgezeichneten, gern in schlammigem Wasser wachsenden var. *coriaceus* Nolte. Bei dieser sind die Schwimmblätter etwas lederartig, werden bis 8 cm lang und 5 cm breit. — Bei den häufigeren Formen der stehenden Gewässer (var. *validus* Fieber) sind die Blätter länglich bis oval-elliptisch, die unteren sehr kurz, die oberen, häufig schwimmenden, kaum über 1 cm lang gestielt.

Landformen, die sich an vom Wasser verlassenen Orten bilden und die oft fast nur Schwimmblätter tragen, öfter aber auch keine solchen besitzen, werden bereits von Chamisso und Schlechtendal (27) erwähnt und später von Fryer (Journ. of Bot. Bd. 25, S. 309) beschrieben.

Die ebenso wie bei *P. lucens* im Herbst verdickte Grundachse wird in Südungarn von Menschen und Tieren gegessen (Simonkai in 15, S. 321).

Die Blütenstände dieser Art stehen auf meist 5—7 cm langen, bis 4 mm dicken Stielen, in tieferem oder besonders in fliessendem Wasser können sie sich aber bis über 3 dm verlängern. Die Ähren sind meist ziemlich dicht und 3—4 cm lang, seltener bis 7 cm lang und dann etwas locker. — Die etwa 2 cm langen Früchte sind fast halbkreisförmig, mit oft fast gerader Bauchkante und kurzem Spitzchen. In der Blüten- und Fruchtökologie stimmt die Art anscheinend mit *P. lucens* überein.

10. Potamogeton gramineus L. 11. P. nitens Weber.

Die beiden genannten Arten sind einander ziemlich nahe verwandt und zeigen auch gewisse verwandtschaftliche Beziehungen zu den beiden vorigen,

beide Arten sind indessen ausgezeichnet durch sitzende, nicht stachelspitzige, am Rande etwas rauhe, untergetauchte Blätter, die ein deutliches Mittelstreifnetz erkennen lassen, sie bilden bei Ascherson und Graebner eine Gesamtart.

P. gramineus L., der durch seine mit deutlich verschmälertem Grunde sitzenden, untergetauchten Blätter kenntlich ist, findet sich in stehenden, seltener in fliessenden Gewässern; häufig wächst er in Gräben und Torflöchern, oft in Gesellschaft von *Scirpus*-Arten, Gräsern und *Carices*, gern in klaren, flachen Wiesengräben. Hierfür ist er geradezu als Charakterpflanze zu nennen, das sich langsam zwischen den Gräsern und Stauden (namentlich Wasserschierling, *Berula*, *Sium*, *Oenanthe*, *Butomus* etc.) hindurchschlängelnde Wasser ist oft ganz erfüllt von ihm. Der Verlandung solch kleiner Gewässer hält *P. gramineus* von allen *Potamogeton*-Arten bei weitem am längsten stand durch seine grosse Fähigkeit, Landformen zu bilden. An vom Wasser verlassenen Orten, ebenso wie zwischen dichtstehenden Gräsern und Stauden, sieht man ihn sich sehr lange erhalten, ja selbst auf Wiesen ist er an feuchten Stellen keine Seltenheit, an bültigen Stellen ist er oft in den Vertiefungen allenthalben zu finden. Nach der Verlandung von mehrere Meter breiten Moorgräben, die ehemals mit *Nymphaea alba* u. s. w., am Rande mit *Calla palustris* u. a. bewachsen waren, hielten die Landformen von *P. gramineus* noch mehrere Jahre nach dem völligen Verschwinden des Wassers und damit der charakteristischen Vegetation an den kleinen, kahlen Stellen aus.

Im nördlichen Mitteleuropa meist verbreitet, stellenweise häufig, wird die Art nach dem mittleren und südlichen Gebiete zu erheblich seltener; in den Alpen steigt sie nach Schröter[1]) bis über 1000 m auf. Im eigentlichen Mittelmeergebiete fehlt sie, in Ungarn ist sie sehr zerstreut. — Im ganzen nördlichen Europa ist die Art nicht selten, sie findet sich auch noch in Island. Ausserhalb Europas ist *P. gramineus* in Nordamerika und Tasmanien beobachtet.

Die dünne, kaum 2 mm dicke, weisse Grundachse kriecht ziemlich flach im schlammigen Boden, sie ist oft sehr reichlich gabelig verzweigt. Die starke Verästelung kommt dadurch zu stande, dass die Reserveknospen jeder Sprossgeneration meist sehr bald austreiben und zwar verhältnismässig sehr kräftig, so dass die aus den seitlichen Reserveknospen hervorgehenden Triebe sich sehr schnell kräftigen und wieder ihrerseits Verzweigungen liefern. Nicht selten beobachtet man indessen auch Pflanzen, an denen auf weite Strecken der Grundachse nicht eine Reserveknospe ausgetrieben hat; viele davon waren im Winter noch grün, so dass sie wohl überwintern können.

Der Stengel ist meist stark ästig und dadurch, dass er bei manchen Formen knickig hin- und hergebogen ist, erscheint die Verzweigung ausgeprägt gabelig (Fig. 257, 1). Bei einer Länge von über 1 m erreicht er fast nie eine Dicke von erheblich mehr als 1 mm, nur bei Landformen verstärkt er sich bis etwa 2 mm. Sein anatomischer Bau bietet deshalb einiges Interesse, da der Gefässbündelverlauf nicht nur in den einzelnen Teilen einer Pflanze einigermassen wechselt, sondern weil namentlich die Exemplare verschiedenartiger Standorte oft einen sehr verschiedenartigen Stengelquerschnitt aufweisen, worauf wohl zuerst Raunkiär hingewiesen hat. Während man bei vielen Exemplaren, besonders solchen stehender Gewässer, vorwiegend im unteren Teile des Stengels, einen unter der Endodermis liegenden Kranz von Gefässbündeln beobachten kann, von denen nur eines oder zwei sich als grössere, stärker nach innen vorspringende erweisen (Fig. 257, 5), ist bei den meisten Formen das Markgewebe durch die beiden, an der Längsseite des Querschnitts verlaufenden, in der Mitte verbundenen Gefässbündel in zwei Teile getrennt; seitlich an der Schmalseite verlaufen noch

---

[1]) Berichte Schweiz. Botan. Gesellsch. Bd. 6. S. 95.



Fig. 257. *P. gramineus.*
1 Zweig von Rasse heterophyllus Cham. u. Schlechtd. (nach Reichenbach); 2 der Rasse graminifolius Fries u. z. var. myriophyllus Robb. (Orig.); 3, 4, 5 Querschnitte durch den Zentralzylinder des Stengels von verschiedenen Formen (nach Raunkiär); 6 Schwimmblattrosette, Laubsprosse und Grundachsen treibend (nach Raunkiär); 7 Laubblattrosette, eine Winterknospe erzeugend, später ähnlich austreibend wie 6. (Dezember.) (Original nach der Natur.)

2—3 Bündel, selten bei dünnstengeligen Formen nur eines (Fig. 257, 3). Diese Art liefert also ein sehr gutes Beispiel für die mannigfachen Veränderungen monokotyler Pflanzen, namentlich der Sumpf- und Wasservegetation, an verschiedenartigen Standorten (vgl. 67), die zeigen, dass der systematische Wert der Anatomie gerade in diesen Gruppen häufig stark überschätzt wurde. Wie der Zentralzylinder, so ist auch die Verstärkung der Endodermis sehr wechselnd, denn während meist eine Verdickung der Innen- und Seitenwände, ähnlich wie bei *P. lucens*, vorhanden ist, sind diese in andern Fällen ziemlich dünn, oder besonders bei der Landform erscheint auch die Aussenwand ganz deutlich verdickt. In der Rinde befinden sich auf dem Querschnitte meist drei Reihen von Luftkammern, deren äusserste unmittelbar der Epidermis angelagert ist. — Über die Wurzelanatomie vgl. Sauvageau (134).

Die Überwinterung geschieht namentlich durch etwas knollig angeschwollene Grundachsenspitzen, die sich in ähnlicher Weise wie die von *P. lucens* ausbilden, nur sind die Stengelglieder an den verdickten Stellen nicht verkürzt, sondern ebenso lang wie die des Sommers oder gar noch etwas verlängert. Meist sind die beiden Stengelglieder einer Grundachsengeneration verdickt, mitunter aber auch nur das jüngste.

Eine andere Form der Überwinterung, die zugleich der Vermehrung dient, ist die bereits von Raunkiär abgebildete, anscheinend sehr verbreitete Ausbildung der Winterknospen am Ende der Laubtriebe. Am häufigsten scheint dies an den Formen mit Schwimmblättern vorzukommen, an denen ich sie öfter beobachtete (Fig. 257, 7). Auf die fast rosettenartig zusammengedrängten Schwimmblätter folgen breite, schuppenartige Nebenblätter, die die Knospen umschliessen. Nach der Zersetzung der Schwimmblätter sinkt das ganze Gebilde zu Boden. In warmes Wasser gebracht, treibt es alsbald in der von Raunkiär angegebenen Weise aus. Nicht selten beobachtete ich im bewegten Wasser ganze Sprossverbände, mit den noch anhaftenden Winterknospen, im Herbst an den Ufern angetrieben, so dass das Vorhandensein der Knospen sehr wesentlich zur Ausbreitung der Art beiträgt. In einem Falle fand ich zwei solche Winterknospen aus den Achseln zweier genäherten Schwimmblätter hervorbrechen.

Selten bilden sich bei dieser Art, wie bei *P. alpinus*, aus den Achseln der Laubblätter horizontale, wurzelnde Grundachsen, wie es z. B. A. Bennett (20) in England beobachtete.

Die Blätter sind in der Knospenlage eingerollt (Fig. 231, 1, S. 411), jede Blatthälfte ist für sich umgerollt. Die Gestalt der Blätter ist ausserordentlich verschieden und die Unterscheidung der Formen oft nur nach längerer Beobachtung möglich. Die in den Floren angeführten Einteilungen sind stets mehr oder weniger künstlich auf das Vorhandensein oder Fehlen der Schwimmblätter begründet, ja selbst die Abgrenzung der Art ist vielen Autoren zweifelhaft gewesen. Koch behauptete (99, S. 778) Übergänge zu *P. Zizii* beobachtet zu haben und zieht deshalb diese letztere Art zu *P. gramineus*, während sie, wie bemerkt, von vielen mit *P. lucens* vereinigt wird, der sie auch meiner Meinung nach erheblich näher steht. Chamisso und Schlechtendal (27) fassen alle drei Arten und auch *P. nitens* als *P. proteus* zusammen. Ich habe mit Ascherson (14, S. 322) die Gründe auseinandergesetzt, die uns zu der auch hier gegebenen Abgrenzung veranlasst haben. Die Formen des *P. gramineus* sind deshalb schwer natürlich und auf Grund ihrer ökologischen Anpassung zu scheiden, weil es in den Gruppen mit und ohne Schwimmblätter zweifellos bestimmte Typen gibt, andererseits aber vielfach das Fehlen der Schwimmblätter nur von Standortsverhältnissen abhängt. Ich habe mehrfach Pflanzen in botanischen Gärten und im wilden Zustande beobachtet, die trotz ihres Standortes in ganz flachem Wasser keinerlei Schwimmblätter hervorbrachten. Andere, aus

tieferem Wasser entnommene Pflanzen bildeten, in ein flaches ruhiges Bassin gebracht, bald Schwimmblätter, die am Standorte niemals zu beobachten waren. Die Konstanz der Merkmale an der einen und die Veränderlichkeit an der anderen Pflanze macht eben das Erkennen der Formen und die Abmessung der Einwirkung des Standortes sehr schwierig.

Die Formen ohne Schwimmblätter mit nur untergetauchten Blättern werden als Rasse *graminifolius* Fries (Fig. 257, 2) unterschieden. Bei den meisten hierhergehörigen Pflanzen sind die Blätter etwa 4 mm bis über 1 cm breit und zwar sind sie beim Typus (var. *lacustris* Fries) meist nicht über 5 cm lang, oft zusammengefaltet, stets in oder über der Mitte am breitesten und oben etwas plötzlich in die stumpfe Spitze verschmälert. In tieferen und fliessenden Gräben verlängern sich die Blätter erheblich, oft bis fast 1 dm, sind dann flach, oft unter der Mitte am breitesten und meist abstehend, dabei allmählich in die Spitze verschmälert. Diese Abart nannte Fries var. *fluviatilis*. — Ist das Wasser stärker strömend, so verlängern sich die Blätter bis über 1 dm, bei einer Breite von über 1 cm (var. *maximus* Morong), dabei vermindert sich die Zahl der Äste und öfter bleibt der Stengel ganz einfach. — Ökologisch sehr bemerkenswert ist die durch ihre zahlreichen, dicht gedrängten, nur bis 2 mm breiten und bis 2 cm langen Blätter auffällige var. *myriophyllus* Robbins (Fig. 257, 2), auf die sich in erster Linie die vorhin gemachte Bemerkung der zweifelhaften Konstanz bezieht, denn gerade von ihr beobachtete ich Pflanzen, die auch in der Kultur nie Schwimmblätter erzeugten, während ganz ähnliche Pflanzen in Herbarien sich mit solchen finden. Die ganze Pflanze, die an Teich- und Seerändern, sowie in Sümpfen wächst, ist niedrig, bildet nicht über 1,5 dm lange, meist dichte Büsche und besitzt einen fadendünnen, meist sehr reich und kurz verzweigten Stengel. Die schmalen Blätter sind meist bogig zurückgekrümmt.

Von der Rasse *heterophyllus* Schreb. (Fig. 257, 1) mit stets deutlich entwickelten Schwimmblättern finden sich z. T. ganz ähnliche Formen wie bei *graminifolius*; namentlich die von Fries als var. *fluviatilis* bezeichnete Pflanze, die in ihren untergetauchten Teilen völlig der var. *myriophyllus* gleicht, nur dass aus dem Gewirre der dünnen, hin- und hergebogenen Stengel ein oder wenige stark verlängerte, fast gerade Sprosse aufwärts streben, die oben zahlreiche Schwimmblätter hervorbringen. Wegen dieser Ähnlichkeit lassen sich eben Jugendformen dieser Abart nicht ohne Kultur von den konstanten *myriophyllus*-Pflanzen unterscheiden. Die var. *fluviatilis* wächst meist in tieferen klaren Seen und ist durch die merkwürdige Zweigestaltigkeit der Triebe, die ihr die Unabhängigkeit von nicht allzugrossen Schwankungen des Wasserstandes ermöglicht, sehr auffällig. Bei den übrigen Formen findet sich keine so auffällige Verschiedenheit in Tracht und Beblätterung zwischen den Trieben, die Schwimmblätter erzeugen, und denen, die keine besitzen; es scheint, dass bei denen, die meist in flacherem, stehenden oder langsam fliessenden Wasser wachsen, jeder Trieb befähigt bleibt, gegebenenfalls Schwimmblätter zu treiben. Die hierher gehörigen Formen unterscheiden sich im wesentlichen durch die Blattform, die namentlich durch die Bewegung oder Ruhe, sowie durch die Temperatur und Belichtung des Wassers beeinflusst wird. Die häufigste dieser Formen ist die var. *stagnalis* Fries, mit lederartigen, länglich-eiförmigen, meist ziemlich langgestielten Blättern; erheblich seltener ist var. *platyphyllos* Rchb., mit meist sehr zahlreichen, weniger lederartigen, ziemlich kurzgestielten, breit-oval-elliptischen Blättern, sie findet sich vorzugsweise in Gräben, die durch Gebüsch oder Bäume geschützt sind. Sogar etwas herzförmig werden die Blätter bei der var. *hybridus* Petagna, die in flachem Wasser wächst; von ihr bildet die Uferform var. *riparius* Fries, mit kurzem Stengel, oft fast sitzenden, vereinzelten Schwimmblättern und wenigen starren, zurückgekrümmten, untergetauchten

Blättern, den allmählichen Übergang zur var. *terrester* Schlecht., Fries, die gerade, wie oben (S. 455) bemerkt, bei dieser Art besonderes Interesse durch ihre grosse Widerstandsfähigkeit gegen Trockenheit bietet. Die Blätter dieser Form sind derb lederartig, breiter oder schmäler elliptisch, untergetauchte fehlen ganz oder liegen vereinzelt an der Schlammoberfläche.

Die Nebenblätter (stipulae), wenigstens an den untergetauchten Blättern, sind linealisch oder fast linealisch, oft erscheinen sie fast fadenförmig.

Die Ährenstiele sind durch Verkürzung der oberen Stengelglieder oft sehr genähert, die einzelnen blütentragenden Sprosse sind dann häufig sehr verkürzt, so dass sie mitunter nur Stipularbildungen erkennen lassen, manchmal stehen bis acht Blütenstände büschelig genähert. Die meist 2—7 cm langen und 2—3 mm dicken Ährenstiele besitzen grosse Luftkammern, die ihnen das Emportauchen aus dem Wasser erleichtern, bei den Formen mit Schwimmblättern werden sie von diesen getragen. Die Ähren sind etwa 3 cm lang und bestehen aus mässig gedrängten, selten (wohl nur an schattigen Stellen) deutlich entfernten zweigliederigen Blütenwirteln. Die Blüteneinrichtung stimmt vermutlich mit der von *P. lucens* überein. Warnstorf (**208**) beschreibt die weissen Pollenkörner als unregelmässig tetraëdrisch, 31—35 μ im Durchmesser messend und auf der Exine fast netzigwarzig. Nach der Blüte biegt sich der Ährenstiel in das Wasser zurück. Die Früchtchen sind wenig über 1 mm lang, eiförmig, am Rücken sehr stumpfgestielt und besitzen eine kurze, dicke Spitze.

P. nitens Weber ist eine sehr kritische Pflanze von strittiger Herkunft. Wegen ihrer morphologischen und auch anatomischen Mittelstellung, wenigstens für eine Reihe von Merkmalen, wird sie von vielen Autoren für einen Bastard von *P. gramineus* mit *P. perfoliatus* gehalten. Ascherson und ich haben uns nicht entschliessen können, sie einfach für hybrid zu erklären und zwar aus denselben Gründen, die bei *P. fluitans* auseinandergesetzt sind. Die Pflanze macht bei uns häufig durchaus nicht den Eindruck eines Bastardes und ausserdem erscheint sie bei uns in keiner Form dem *P. perfoliatus* stärker genähert, stets gehört sie ausgeprägt in den Verwandtschaftskreis des *P. gramineus* und auch *P. Zizii*. In Skandinavien dagegen (vgl. z. B. **154**, S. 100) ist selten eine dem *P. perfoliatus* ähnliche Form beobachtet worden. Raunkiär unterscheidet eine f. *subgramineus* und eine f. *subperfoliatus*. Es erscheint sehr möglich, dass gewisse Pflanzen, namentlich die f. *subperfoliatus*, wirklich primäre Bastarde darstellen; wenn unsere Pflanze aber überhaupt hybriden Ursprungs ist, worauf z. B. das häufige Fehlschlagen der Früchte hinweist, kann sie jedenfalls kaum als primärer Bastard betrachtet werden. Das bestätigt auch ihre eigentümliche geographische Verbreitung.

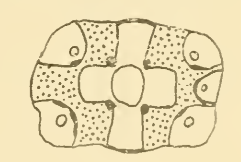


Fig. 258. *Potamogeton nitens.* Querschnitt durch den Zentralzylinder des Stengels. 45 : 1. (Nach Raunkiär.)

Die Standorte sind denen von *P. gramineus* ähnlich, nur liebt *P. nitens* anscheinend mehr das tiefere Wasser, er ist deshalb häufiger in Seen und langsam fliessenden Flüssen. In Mitteleuropa ist er fast nur im nördlichen Flachlande verbreitet und erreicht hier mit Ausnahme von wenigen vorgeschobenen Posten im südlicheren Deutschland die Südgrenze seiner Verbreitung in Europa. Im nördlichen Europa, südlich noch in Frankreich und Mittelrussland, ist die Art allenthalben anzutreffen. Ausserhalb Europas ist unsere typische Pflanze noch in Nordamerika beobachtet. Die vorhandenen Angaben beziehen sich öfter vielleicht auf wirkliche Bastarde.

Die meisten Organe der Pflanze, sowohl Grundachsen als Stengel, sind

meist kräftiger und dicker als bei *P. gramineus*, dem sie sonst morphologisch sehr ähnlich erscheinen. In der Überwinterung und Vermehrung zeigt die Pflanze einige Eigentümlichkeiten; namentlich auffällig ist das reichliche Ausdauern von Laubtrieben, die im Herbst in ziemlich grosser Zahl am Gewässergrunde entstehen. Diese zeigen meist verkürzte Stengelglieder und auch schmälere Blätter als die des Sommers. — Nach Beendigung der Blütezeit entstehen aus den Achseln der oberen Schwimmblätter öfter wieder Laubsprosse mit untergetauchten Blättern, in deren Achseln dann häufig mehr oder weniger verlängerte Grundachsen stehen, die Wurzeln entwickeln. Hierdurch wird die Pflanze sehr ausgiebig vermehrt. Die Anatomie des Stengels haben Schenck und Raunkiär untersucht und gefunden, dass sie in manchen Punkten die schon oben erwähnte Mittelstellung zwischen *P. gramineus* und *P. perfoliatus* verrät. Die bei weitem meisten Pflanzen, so auch alle von mir aus Mitteleuropa untersuchten, stimmen in ihrer Stengelanatomie in wesentlichen Punkten mit *P. gramineus* überein, nur erscheint im Durchschnitt die Zahl der Gefässbündel an den Schmalseiten des Zentralzylinders geringer. Von *P. perfoliatus* unterscheidet er sich namentlich durch das Zurücktreten des Grundgewebes, die grössere Verstärkung der, wie bei *P. gramineus* U-förmig verdickten Endodermiszellen, denen sich an den Gefässbündeln noch eine Reihe von Bastfasern anlegen (vgl. Schenck, Fig. 36). Die Rindenbündel sind bald klein, bald grösser und kräftiger, einige bestehen nur aus mechanischen Elementen, andere besitzen in der Mitte eine oder einige, seltener eine grössere Gruppe von Siebröhren mit Geleitzellen (Schenck, Fig. 48).

Die untergetauchten Blätter sind länglich-lanzettlich bis lanzettlich, bis etwa 13 mm breit und, abweichend von der vorigen Art, mit abgerundetem, nicht verschmälertem Grunde halbstengelumfassend. Namentlich in getrocknetem Zustande macht sich bei ihnen ein starker Glanz bemerkbar. Schwimmblätter kommen verhältnismässig nur selten zur Entwickelung und wo sie vorhanden sind, ist oft die geringe Grösse der Spreite sehr auffällig. Zahlreich, dabei länglich-eiförmig und von lederartiger Konsistenz, sind sie fast nur an der in England beobachteten var. *involutus* Fryer, mit eingerollten, untergetauchten Blättern. An den Formen ohne oder mit nur wenigen, meist kleinen Schwimmblättern werden die Blätter in tiefem oder fliessendem Wasser meist länger und schlaff (var. *salicifolius* Fries), ja sie können sogar ziemlich breit werden und einen gekräuselten Rand erhalten (var. *ovatifolius* Tiselius). An den meisten Pflanzen sind die Blätter kürzer, steifer und oft zurückgekrümmt (var. *lacustris* [Cham.]) und zwar kommen dabei, namentlich in flachem Wasser, an Ufern u. ä. breite, eiförmig-lanzettliche, am Grunde fast herzförmige Blätter (var. *latifolius* Fieber) und in etwas tieferem Wasser schmale, länglich-lanzettliche Blätter (var. *angustifolius* Fieber) vor.

Landformen sind verhältnismässig selten, sie haben einen sehr kurzen Stengel; sämtliche Blätter sind den Schwimmblättern ähnlich gestaltet, weich lederartig und oft klein; typische untergetauchte Blätter fehlen auch.

Das Nebenblatt dieser Art ist erheblich kräftiger und breiter als bei der vorigen Art, es wird bis 1.5 cm lang, ist öfter etwas krautig und erscheint stets deutlich dreieckig. Es ist selbst an den älteren Teilen der Triebe noch erhalten.

Der Ährenstiel erreicht oft eine ziemliche Länge, nach Raunkiär kann er sich zur Erreichung der Wasseroberfläche bis auf mehr als 3 dm verlängern. Die obersten Stengelglieder erlangen zur Erreichung des Wasserspiegels öfter bis über 1 dm Länge. Eine Abwärtskrümmung nach der Blüte scheint nicht oder nur in geringem Masse stattzufinden. Das Versinken der Blütenstände im Wasser geschieht dadurch, dass meist nur das oberste der beiden genäherten Blätter in

der Achsel einen Fortsetzungsspross entwickelt und die Ähre dadurch etwas zur Seite gedrängt wird. Die Früchtchen sind denen von *P. gramineus* ähnlich, nur sind sie schärfer gekielt. Nach Fryer und Beeby[1]) schlagen sie stets fehl, eine Angabe, die aber bei uns nicht immer zutrifft, sowohl Ascherson als ich beobachteten öfter völlig entwickelte Früchtchen, auch Reichenbach bildet sie ab.

2. Sektion *Batrachoseris* Irmisch.

Die einzige, hierhergehörige Art *P. crispus* steht in ihren Verwandtschaftsverhältnissen einigermassen isoliert. Der meist sehr ästige, rötlichweisse Stengel ist deutlich zusammengedrückt vierkantig. Die Blätter sind durch die sehr weit von einander entfernten Quernerven sehr auffällig. Die Früchtchen sind bei dieser Gruppe allein am Grunde verwachsen.

12. Potamogeton crispus L., Hechtkraut.

Diese Art ist sowohl in stehendem, als langsam fliessendem, seltener in stärker strömendem Wasser in der Ebene meist häufig, hin und wieder in grösseren Seen gemein, im Gebirge schnell abnehmend, in den Alpen in Tirol bis zum Griessner See bei Hochfilzen fast 1000 m hoch ansteigend. In Europa im nördlichen Skandinavien und Russland, sowie im südlichen Griechenland fehlend, ist sie durch ganz Asien bis nach Japan verbreitet, fehlt auch nicht in Australien und Afrika. Das Indigenat in Nordamerika ist einigermassen zweifelhaft. In Landseen und Teichen ist die Pflanze wegen ihres widerlich süsslichen Geruches, wegen dessen sie auch vom Vieh verschmäht wird, nicht gern gesehen. In verunreinigten Gewässern, insbesondere in Flüssen, die grössere Städte passiert haben, ist nach Schorler[2]) *P. crispus*, namentlich in der Form *serrulatus* mit *P. pectinatus* var. *interruptus*, am wenigsten empfindlich gegen die Verunreinigung durch organische faulende Massen und trägt daher sehr wesentlich zur Selbstreinigung der Flüsse bei.

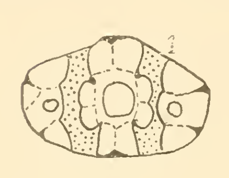
Die Keimlinge dieser Art sind von denen der übrigen leicht kenntlich, weil bereits das erste Laubblatt eine, wenn auch feine, so doch deutliche Zähnung des Randes aufweist (92, S. 209).

Die Grundachse von *P. crispus* kriecht auffallend flach in schlammigem Boden, liegt daher oft kaum einige Zentimeter tief, und da sie sich verhältnismässig schwach mit Hilfe der Seitenwurzeln verankert, ist sie leicht aus dem Boden zu ziehen. Die einzelnen Teile halten lange aneinander, so dass man ganze, weit verbreitete Sprossysteme freilegen kann; die Verzweigung ist meist reichlich. Die Niederblätter sind bei dieser Art ziemlich vergrössert, selbst das unterste jedes Sprosses ist länglich bis lanzettlich und besitzt einen deutlichen Mittelnerven, ist aber sehr hinfällig. Das dritte Blatt, also das den Reservespross in der Achsel tragende, ist fast stets bereits gegliedert, es lässt eine deutliche Blattfläche und ein Blatthäutchen erkennen, jedoch sind beide auf eine deutliche Strecke miteinander verbunden. Bei den nächstfolgenden Laubblättern sind gleichfalls zunächst noch Spreite und Blatthäutchen etwas miteinander verbunden, doch wird die Verwachsungsstelle nach oben immer kürzer, um schliesslich bald zu verschwinden. Alle Blätter — nur das erste, also an der Grundachse zwischen zwei aufstrebenden Trieben sitzende, ausgenommen — haben in ihren Achseln Knospen. Der Reserve-

[1]) Journ. of Botany. Bd. 27. (1889.) S. 65.

[2]) Die Bedeutung der Vegetation für die Selbstreinigung der Flüsse. Abhandlungen des naturwissenschaftl. Vereins Isis. Dresden 1895. S. 79—88. (1896.)

spross wächst meist sehr schnell und kräftig aus, ist deshalb später oft nicht erheblich vom Hauptsprosse verschieden. Die Knospen in den Achseln der Laubblätter wachsen sehr häufig alle oder z. T. in Laubsprosse aus und endigen dann gleichfalls in Blütenstände, wenn sie kräftig genug sind. Schwache Triebe blühen nicht; öfter finden sich an ungünstigeren Standorten ganze Sprossverbände, von denen kein Stengel Blüten erzeugt. Kriecht die Pflanze etwas tiefer im Boden, so dass noch ein oder gar zwei weitere Stengelglieder unterirdisch bleiben, so entwickeln sich aus der oder den hier befindlichen Knospen horizontale, dem Reservesprosse ähnliche Triebe, die jedoch auch mitunter direkt aufstreben und aus der Achsel ihres untersten Niederblattes erst einen horizontalen Spross treiben. — Beide neben dem Blütenstande entspringende Triebe (auch der untere) haben bei dieser Art meist nur ein schuppenartiges Niederblatt, das zweite Blatt ist bereits ein Laubblatt und steht deshalb vor dem Ursprungsblatt.



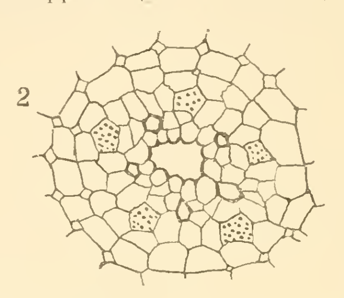


Fig. 259. *Potamogeton crispus.*
1 Querschnitt durch den Zentralzylinder des Stengels. In den Gefässbündeln Xylemgänge, um dieselben Holzparenchym, davon die Siebteile abgegrenzt durch die punktierten Linien; 45:1 (nach Raunkiär). 2 Querschnitt durch den Zentralzylinder der Wurzel; das Punktierte Siebröhren; 470:1 (nach Schenck).

Die Bewurzelung ist eine mässig starke, es sind meist nicht so zahlreiche Wurzeln wie an vielen andern Arten vorhanden, sie sind meist sehr dünn und fein, aber verhältnismässig lang. Ihre mechanische Verstärkung ist sehr gering, die Endodermis besteht aus sehr dünnwandigen Zellen. Im Zentrum befindet sich nur ein einziges Gefäss (144, Fig. 79).

Der Querschnitt des Stengels lässt seine deutliche Flachheit durch die Konkavität zweier Seitenflächen erkennen, so dass er fast semmelförmig erscheint. In der Rinde befinden sich an den Schmalseiten meist drei, an den Längsseiten meist zwei Reihen von Luftgängen. Mechanische Rindenstränge sind nicht vorhanden. Die Anatomie des Zentralzylinders ist namentlich von Schenck (144, S. 41) und Sauvageau (137, S. 36) studiert. Nach Schenck konstatiert man in den kompliziertesten Fällen, d. h. bei denen eine möglichst grosse Zahl von getrennten Gefässbündeln den Stengel durchläuft, eine ähnliche Strangzusammensetzung wie bei *P. perfoliatus*, in den einfachsten dagegen eine solche (Fig. 255), wie sie bei *P. lucens*, *P. acutifolius* etc. ungefähr wiederkehrt. Die Endodermis besteht aus ringsum mehr oder weniger verdickten Zellen (Sauvageau).

Die Überwinterung geschieht auch bei dieser Art in mannigfacher Weise. Die jugendlichen Teile der Grundachse verharren während des Winters im Zustande der Ruhe, ohne sich vor dem Winter merklich zu verändern oder zu verdicken, jedoch scheint gegen den Winter hin auch eine Reihe von Knospen, besonders der Reservesprosse, nicht mehr auszutreiben, sondern im Knospenzustande den Winter zu überdauern. Diese Knospen sind teils ganz im Schlamme versteckt, teils ragen sie bereits etwas aus demselben hervor, sie werden gebildet aus einer verkürzten Achse und locker sich umfassenden Blättern. Die unteren sind Niederblätter, zwischen denen einige Spitzen von Laubblättern hervorlugen. Bei Beginn der warmen Jahreszeit treiben diese Knospen alsbald in normaler Weise weiter. Die im Spätsommer entstandenen Laubsprosse bleiben ziemlich kurz und überwintern grün, um sich im Frühjahr weiter zu verlängern. Ihre

Blätter sind auffällig schmal, aber nicht ganz so wie die aus abgetrennten Knospen entstehenden. An den absterbenden verlängerten Laubtrieben kommen meist, gleichgültig ob die Triebe noch an der Pflanze befestigt sind oder sich losgelöst haben, aus den Knospen der unteren Laubblätter zarte Triebe, die nach dem Absterben ihrer Mutterachse erhalten bleiben, zu Boden sinken, als neue Individuen dort einwurzeln und in der im allgemeinen Teil beschriebenen Weise neue Grundachsen erzeugen. Ist dies schon eine sehr ausgiebige Form der vegetativen Vermehrung, so tritt bei dieser Art die im allgemeinen Teil beschriebene Vervielfältigung durch abgerissene Teile besonders hervor. Aus jedem, oft kaum fingerlangen Stückchen eines absterbenden Stengels, wenn sich an ihm nur eine lebensfähige Knospe befindet, vermag ein zunächst ganz kleiner und schwacher Trieb hervorzuwachsen, der eine fast fadendünne Grundachse in den Boden sendet. Der junge Trieb besteht fast nur aus zwei Niederblättern und einem kleinen Laubblatte mit angewachsenem Blatthäutchen, welches noch einige kleine Laubblätter knospenartig umschliesst. Diese Eigentümlichkeit erklärt z. B. das gerade bei *P. crispus* häufig zu beobachtende plötzliche Auftreten zahlreicher Exemplare in geräumten Gräben, in denen vordem vielleicht nur wenige Individuen beobachtet wurden.

Eine ganz eigenartige Form der Überwinterung und zugleich der vegetativen Vermehrung findet sich bei dieser Art durch die Ausbildung kurzer Zweige mit glasigen Blättern. Zuerst wurden sie von Schimper[1]) und Clos (29) erwähnt. Letzterer beschreibt sie folgendermassen: Aus den oberen Blattwinkeln sowohl blütengebender als bloss beblätterter Zweige entspringen kurze, d. i. nicht über 4—6 cm lange Ästchen, deren Achse von einer hornartigen Natur ist. Von ihren Blättern hat das unterste die gewöhnliche Beschaffenheit. Aber die folgenden bestehen jedes aus einem unteren hornartig erhärteten, am Rande gezähnten Teile, welcher eine Art von Scheide für die noch unentwickelte Knospe abgibt, und einem oberen, bandförmigen, häutigen. Beide Teile sind voneinander durch einen Ausschnitt gesondert, ähnlich wie bei *Dionaea muscipula*. Diese Ästchen, welche in jedem Blattwinkel eine Knospe tragen, lösen sich leicht von der noch weichen Achse des Hauptstengels ab und gehen auf den Grund der Gewässer, wo sie eine braune und hornartige Beschaffenheit annehmen, ohne sich weiter zu verändern. Erst im Januar entwickelt sich eine der Axillarknospen zu einem Ausläufer, der sich in ein Rhizom verwandelt, welches dann Zweige verschiedener Art hervorbringt (Fig. 260, 1 A).

Wie bereits Irmisch bemerkt, sind diese Knospen ziemlich selten und nicht in jedem Jahre zu finden; wie ich beobachtet zu haben glaube, entwickeln sie sich am häufigsten an grossen, kräftigen Exemplaren in tieferem Wasser, wenig dagegen in flachen, kleinen Gewässern; so sieht man sie z. B. an den Ufern der märkischen Diluvialseen öfter in grösserer Zahl, in den botanischen Garten übergeführte Exemplare wiesen aber keine solche Bildungen auf. In der Gestalt und Grösse sind die „hornigen Zweige“ sehr verschieden, bald stellen sie kleinere dicke, walzliche Gebilde dar, von denen nur ganz kurze Spitzen abstehen (wie bei Fig. 260, 1 A), bald sind es deutlich verlängerte, bis fast 5 cm lange Zweige, deren untere Blätter fast völlig den Laubblättern entsprechen und auch in der Konsistenz kaum von ihnen abweichen. Die mittleren Blätter besitzen dann einen verbreiterten, hornartigen Grund und weiche Spitze, erst die obersten nehmen die Tracht und Härte der Knospe an. Eine dritte Form beschreibt Sauvageau (Fig. 260, 2), es sind dies sehr dünne, schlanke Zweige mit entfernten schmalen, fast stachelartigen, hornartigen Blättern, die seitlich an meist im unteren Teile der Pflanze befindlichen schwachen Trieben entstehen. Die Zahl ihrer

[1]) Flora 1854, Nr. 5.

Blätter schwankt zwischen 3 und 8 und dementsprechend ihre Länge zwischen 2 und 6 cm.

Treviranus hat bereits erwähnt (155), dass die Knospen nicht immer den



Fig. 260. *Potamogeton crispus.*

1 Normaler Laubtrieb, bei A mit einer dicken Winterknospe (glasigem oder hornartigem Triebe), bei B ebensolche dünn; 1 : 1. 2 Ebensolche isoliert, vergr. (nach Sauvageau). 3 Triebende der var. serrulatus Schrad. (Orig.). 4 Austreibende Winterknospe, der Laubtrieb A erzeugt die Grundachsen B I, B II, B III (nach Sauvageau). 5 Im Herbst abgegliedertes Stengelglied A, mit dem absterbenden Blatte B, erzeugt in der Blattachsel am Gewässergrunde den Laubtrieb C mit einer Wurzel; 1 : 1. (Orig.) 6 Blattnervatur, vergr. (Orig.)

Winter überdauern, sondern dass sie beispielsweise in dem warmen Herbst von 1856 bereits im Anfang des November ausgewachsen zu finden waren. Ich kann diese Beobachtung bestätigen, denn ich beobachtete die hornigen Zweige deutlich ausgebildet bereits im Juli mehrfach und fand sie im Herbst mit verlängerten Trieben. Anfänge zur Bildung der Zweige sah Irmisch (89, S. 177) bereits im Mai. In den Achseln aller Blätter mit Ausnahme des untersten befinden sich Knospen, die mit zwei Niederblättern beginnen, nach Irmisch (88) kommt die unterste Knospe (in der Achsel des zweiten Blattes) zur Entwicklung, aber nach Treviranus und Sauvageau eine der übrigen oder die Endknospe, die zumeist verkümmert. Einen Fall beobachtete ich, in dem (anscheinend schon auf der Mutterpflanze) die Endknospe zu einem Laubzweige durchgewachsen war.

Das Gewebe dieser hornartigen Sprosse ist verhältnismässig dick, fast sukkulent und von zahlreichen Luftkanälen durchzogen, zwischen denen sich ein ziemlich feines Parenchym befindet. Die parenchymatischen Zellen sind mit einer grosskörnigen Stärke erfüllt, die deutliche Risse in der Mitte aufweist. Die Luftkanäle besitzen durch Parenchym gebildete Scheidewände, deren Zellen mit einer sehr feinkörnigen Stärke erfüllt sind, wie sie sich in der Grundachse und den Stengeln dieser Art in und in der Nähe des Markes findet. Das ganze Gewebe ist im Herbst bräunlichgelb gefärbt, die ziemlich flachen Epidermiszellen sind fast braun, im Sommer ist der Spross grünlich. Das Rindengewebe des Stengelteiles dieser Knospen ist ausgezeichnet durch eine sehr starke Vergrösserung der parenchymatischen Zellen, die mehr als das Doppelte des Durchmessers derer im normalen Stengel erreichen, dazu sind sie mehr oder weniger deutlich radial gestreckt (Sauvageau 137, S. 37, 39, Fig. 7 und 8). Die Endodermiszellen bleiben ganz dünnwandig. Im Zentralzylinder sind namentlich die Siebröhrengruppen sehr reduziert, sie sind klein und wie ihre Geleitzellen sehr wenig von dem Parenchym verschieden. In das ganze gleichartige Gewebe sind namentlich an der Endodermis Gruppen von mechanischen Zellen eingelagert. Jedes der drei reduzierten Gefässbündel ist durchzogen von einem Xylemgange, in dem sich meist noch Reste der Gefässe finden. Alle Zellen ausser den Siebröhren sind vollgepfropft mit feinkörniger Stärke. Die Gefässbündel der hornartigen Blätter sind neben einer stärkeren Ausbildung der mechanischen Elemente durch die deutliche Ausbildung der Endodermis ausgezeichnet.

Der aus einer Winterknospe hervorwachsende Spross bildet sich zu einem Laubtriebe aus, der zuerst mit zwei oder drei Niederblättern beginnt, deren beide untere schon in der Knospe, wie bemerkt, ausgebildet waren. Der Trieb richtet sich in die Höhe und stärkt sich allmählich. Schliesslich bildet er sich zu einem blütentragenden Stengel aus. Aus der Achsel des zweiten und dritten Niederblattes (das unterste bleibt meist fast in der Achsel des hornigen Mutterblattes verborgen), sowie aus der der folgenden unteren Laubblätter entspringen neue horizontale Grundachsen, die zunächst schwache, sich aber bald stärkende Laubtriebe erzeugen. Die Reservesprosse dieser Grundachsen kommen fast stets bald zur Entwicklung, so dass die Vermehrung des Grundachsen und damit der Individuen eine sehr reichliche ist (Fig. 260, 4).

Die Blätter des *P. crispus* sind sämtlich untergetaucht, meist lanzettlich bis linealisch-lanzettlich, etwa 4—6, selten bis 9 cm lang und bis über 1 cm breit. Die Seitenränder verlaufen ganz parallel, bis sie sich der zugespitzt-stumpflichen, seltener spitzen oder abgerundeten Spitze nähern; sehr charakteristisch ist die feine Sägung. Der Blattgrund ist abgerundet, sitzend. Den Namen hat die Pflanze von der charakteristischen Kräuselung des Blattes an der typischen Form; indessen ist dieses Merkmal keineswegs konstant, es gibt Formen, die niemals gekräuselte Blätter tragen (var. *serrulatus* [Schrad.]), und wohl jede

Pflanze erzeugt zeitweilig solche; so fand ich, dass sowohl an den abgerissenen Sprossen, die im Herbst die oben beschriebenen jungen Pflanzen erzeugten, aus den Achseln sehr krauser Blätter Triebe mit ganz flachen Blättern hervorgingen (Fig. 260. 3), als auch dass die Grundachsen, die im Sommer krausblättrige Triebe getragen hatten, im Spätherbst nur solche mit flachen Blättern erzeugten. Während der winterlichen Vegetation (die im Spätherbst hervorsprossenden Laubtriebe bleiben erhalten) verschmälern sich die Blätter oft fort und fort, so dass man im Frühjahr nicht selten Exemplare findet, deren Blätter die von *P. obtusifolius* z. B. nicht an Breite übertreffen. Bald treten aber wieder Zweige mit breiteren krausen Blättern auf. In schmutzigem Wasser, in den (öfter warmen) Abwässern der Fabriken bleiben die Blätter oft das ganze Jahr über schmal und flach, sie erreichen meist nur eine Breite von 2—4 mm (var. *longifolius* Fieber), sind sehr dünnhäutig, die Zähne des Randes entfernen sich von einander, werden flacher und sind durch den mitunter ein wenig umgebogenen Rand fast verborgen. In diesem Zustande wird die Pflanze leicht mit ähnlichen schmalblättrigen *Potamogeton*-Arten verwechselt, ist aber stets durch die entfernten Quer- und wenig zahlreichen Längsnerven kenntlich. In der Knospenlage sind die Blätter flach, ähnlich wie bei den schmalblättrigen Arten der Gattung (Fig. 231, 3). Durchzogen sind sie von nur einem kräftigen Mittelnerven, der sich am Grunde in ein deutliches Mittelstreifnetz auflöst. In der Nähe des Randes liegen 1—2 dünnere Nerven, deren äusserer, nur aus mechanischen Zellen bestehender, dicht an dem gezähnelten Rande verläuft. Das Gefässbündel des Mittelnerven ist von grossen Luftgängen umgeben, mechanisch wenig fest und lässt keine deutliche Endodermis erkennen.

Die Nebenblätter sind meist nicht über 1 cm lang, ziemlich breit und sehr dünn, glasig durchscheinend, meist sind sie nicht von langer Dauer, sondern schwinden ziemlich schnell. Die unteren sind mehr oder weniger weit der Blattspreite angewachsen, bilden also einen Übergang von einer Stipula axillaris zur St. adnata (vgl. S. 415).

Die Blüten entwickeln sich vom Mai an bis in den Herbst, sie sind in spiraliger Anordnung zu 2—10 (meist 6) in einer lockeren Ähre vereinigt (Fig. 238), deren Stiel 2—5 cm lang und im Vergleich zum Stengel nicht verdickt ist; die Fähigkeit, die Blütenstände über den Wasserspiegel emporzuheben, beschränkt sich darauf, dass die Stengel in tieferem oder schneller fliessendem Wasser zahlreichere und gestrecktere Internodien entwickeln. Die Blüten, deren im wesentlichen mit der von *P. natans* übereinstimmende Blüteneinrichtung von Kerner geschildert wird, sind (nach Raunkiär) nicht so stark protogynisch, und die besonders langen Narben scheinen noch frisch zu sein, wenn die Antheren derselben Blüte sich öffnen, so dass vermutlich spontane Selbstbestäubung eintreten kann, wenn auch Fremdbestäubung die Regel ist. Die Pollenkörner sind weiss, kugelig bis eiförmig, 37—47 μ im Durchmesser, ihre Exine fast glatt (**208**). Die Ähren sinken nach der Befruchtung unter den Wasserspiegel hinab. Die am Grunde miteinander verbundenen Früchtchen sind fast kreisrund, wenig über 1 mm lang, mit einer bis 2 mm langen, gebogenen, schnabelartigen Spitze, die vielleicht zur Anheftung an Wasservögel dient. Selten finden sich Formen, bei denen jedes Früchtchen am Grunde mit einem kurzen, deutlichen horn- oder spornartigen Höcker versehen ist (var. *macrorrhynchos* [Gandoger]). (Fig. 240. 7.) Solche Früchtchen haften naturgemäss noch leichter.

Nach Hegelmaier (78. S. 316; 79) ist in den Früchtchen keine abgegrenzte Steinschicht ausgebildet; zwischen dem nicht geschlossenen Steinkern und der Rinde finden sich allerlei Übergangszellen (vgl. S. 431).

Die Keimung hat Sauvageau (137. S. 35) untersucht und gefunden, dass die unverletzten Früchtchen nur äusserst schwer keimen; von einer Aussaat

keimte kein Früchtchen, während in erwärmtem Wasser von ca. 30° in einem Zeitraum von über drei Monaten nur ein Früchtchen gekeimt war. Sobald er die Früchtchen indessen verletzte, so dass der Keimling freilag, trat das Wachstum bald ein. Es ist danach wohl möglich, dass die Früchtchen, wenn sie den Verdauungskanal von Fischen passiert haben (vgl. S. 422) leichter zum Auskeimen gelangen als solche, die unverändert in den Schlamm fallen. Schwimmvermögen besitzen die Früchtchen nicht.

3. Sektion. *Chloëphylli* Koch.

Die Arten dieser Gruppe haben sämtlich untergetauchte, gleichbreite, linealische, sitzende Blätter ohne Scheide mit ziemlich entfernten, unregelmässigen und öfter undeutlichen Quernerven. Die Stengel sind fast stets ziemlich ästig. Verwandtschaftlich stehen sich die hierher gehörigen Arten ziemlich nahe, sie weisen auch zahlreiche ökologische Übereinstimmungen auf, namentlich in Bezug auf die Vermehrung und Überwinterung. So erzeugen alle aus den Blattachseln und Enden der Laubtriebe verkürzte, knospenartige Triebe, die leicht abbrechen und als Winterknospen die ungünstige Jahreszeit überdauern. (Vgl. *P. compressus*.) Den Hauptschutz der Knospe besorgen nach Glück (briefl.) die derben Nebenblätter.

Die zusammengedrückten Stengel weisen anatomisch gewisse Übereinstimmungen auf, bei ihnen ist naturgemäss die Zahl der Luftgänge immer im Längsdurchmesser erheblich grösser als im Querdurchmesser; die Rindenbündel sind nur in einem Kreise vorhanden, der abweichend von der nächsten Sektion stets unterhalb der Epidermis liegt. — In der Knospenlage sind die Blätter bei allen hierher gehörigen Arten flach (Fig. 231, 3).

Unter den hier zusammengefassten Arten lassen sich leicht drei natürliche Gruppen unterscheiden, und zwar *P. compressus* und *P. acutifolius* mit ihren flach und scharfkantig zusammengedrückten Stengeln und den von vielen feinen, dicht neben einander herlaufenden Nerven durchzogenen Blättern; *P. obtusifolius* besitzt, wie auch die übrigen Arten, nur wenige Längsnerven im Blatt und abgerundet-zusammengedrückten Stengel, dabei sind bei ihm die Ährenstiele nur etwa so lang als die Ähre. Bei der letzten Gruppe, die die kleinsten und feinsten Arten dieser Sektion umfasst, sind die Ährenstiele 2—3mal so lang als die Ähre.

13. Potamogeton compressus L. 14. Potamogeton acutifolius Link.

Diese beiden, bei Ascherson und Graebner zu einer Gesamtart verbundenen Arten stehen einander nahe, sie sind beide durch fast blattartig flach und scharf zusammengedrückte Stengel ausgezeichnet, die obersten, der Ähre voraufgehenden Stengelglieder sind fast so breit als die Blätter. Letztere sind von vielen Nerven durchzogen, von denen 3—5 stärker (Fig. 261, 1) sind, und zwar bestehen die Hauptnerven aus echten Gefässbündeln, während die zahlreichen feineren Nerven nur von Bastfasern gebildet werden. Die Früchtchen sind rückenseits stumpf gekielt.

P. compressus L. wächst im nördlichen Mitteleuropa an sehr verschiedenartigen Standorten, die zumeist durch klares Wasser ausgezeichnet sind und eine gewisse Tiefe besitzen müssen, er findet sich sowohl in Seen und Teichen als auch in Flüssen und Kanälen; in ganz flachem Wasser beobachtete ich die Pflanze nie. Sie tritt entweder in grossen Massen auf, oder sie lebt einzeln zwischen den Zweigen grossblättriger *Potamogeton*-Arten. Im nördlichen Teile

Deutschlands ist *P. compressus* fast nirgends selten, nimmt aber im südlichen Gebiete sehr schnell ab. In den Alpen ist er noch stellenweise in den Gebirgsseen festgestellt, sein Vorkommen im ganzen Mittelmeergebiet und in Ungarn ist dagegen sehr zweifelhaft. Ausserhalb Mitteleuropas ist er in der ganzen nördlichen Hälfte des Kontinents ausser dem nördlichsten Skandinavien und Russland verbreitet, ebenso im gemässigten Asien und Nordamerika.

Die Grundachse kriecht ziemlich lang, öfter auch tief im Boden, namentlich in fliessenden Gewässern ist sie oft schwer erreichbar. Im Querschnitt ist sie abweichend von der Gestalt des Stengels stielrundlich.

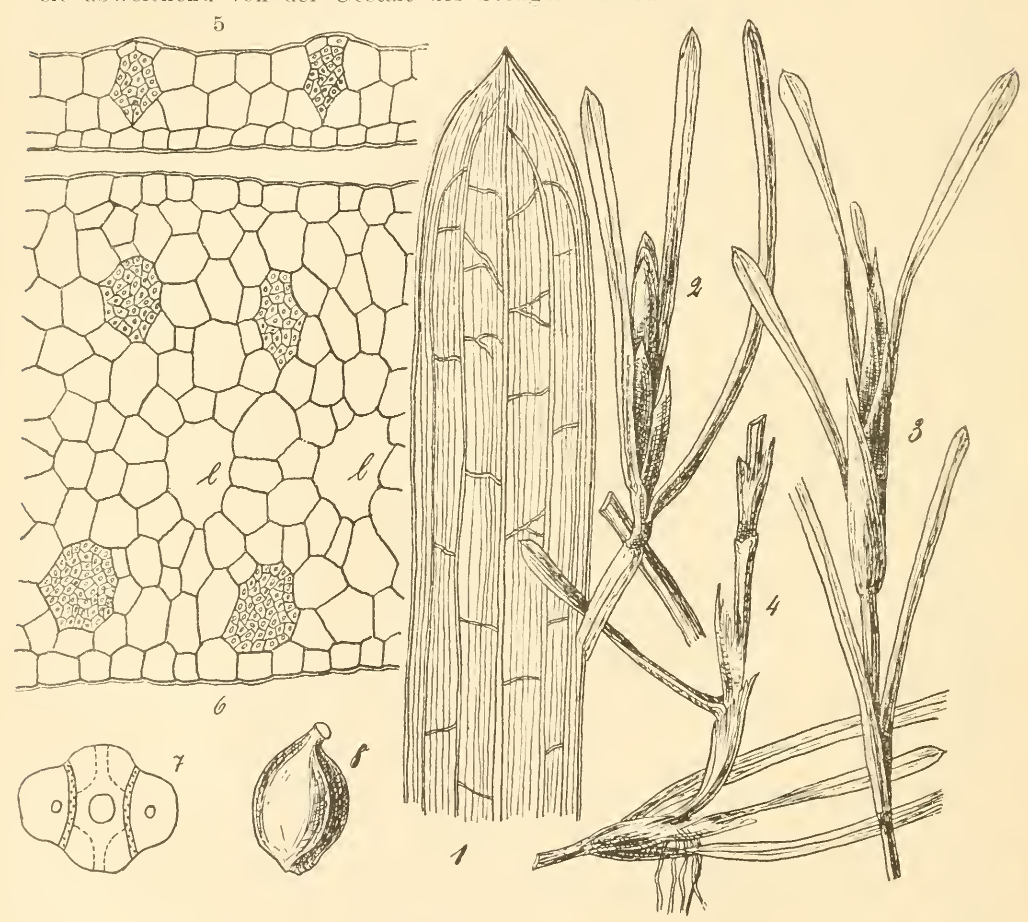


Fig. 261. *Potamogeton compressus.*

1 Nervatur des Blattes; 2 seitenständige und 3 endständige Winterkospen; 4 austreibende Winterknospe (die Spitze entfernt); 5 Querschnitt eines normalen und 6 eines Winterknospen-Blattes, bei l Luftgänge, 400 : 1; 7 Querschnitt durch den Stengel, die punktierten Linien grenzen die Phloëmteile des mittleren Bündels ab; 8 Früchtchen. (4, 5, 6, 7 nach Raunkiär, das übrige Original.)

Der Stengel ist meist auffallend weitläufig ästig, in fliessenden Gewässern und tiefen Gräben erreicht er oft bis fast 2 m Länge, die sonst meist 3 bis 7 cm langen Stengelglieder verlängern sich dabei bis 2 dm. Seine Breite beträgt 2—3 mm. Der Zentralzylinder erscheint auf dem Querschnitt nicht erheblich stärker zusammengedrückt, als der anderer Arten mit rundlichem Stengel, z. B. der von *P. lucens*, *P. densus* und andern. Die Anordnung des Rinden-

gewebes allein ergibt den flachen Querschnitt. Während auf den Flächenseiten zwischen dem Zentralzylinder und der Epidermis, die unmittelbar an die äusseren derselben angrenzt, nur etwa zwei Luftgänge liegen, sind im grössten Durchmesser jederseits des Zentralzylinders je 7—8 zu finden. Die Endodermiszellen sind ringsum verdickt. Der Zentralzylinder besteht aus einem grossen, die ganze Mitte des Stengels einnehmenden Gefässbündel, welches mehrere, meist vier, Siebröhrengruppen erkennen lässt. Jederseits davon, durch einen schmalen Streifen des mechanisch verstärkten Grundgewebes getrennt, liegt je ein kleineres Bündel. Alle drei Bündel sind von je einem Gefässgange (Xylemgange) durchzogen (Fig. 261, 7).

Die Überwinterung geschieht neben den zahlreichen bleibenden Grundachsen und auch im Winter grünenden Laubtrieben durch Winterknospen, die sich nach Beendigung der Blütezeit an den blütentragenden Sprossen so zahlreich ausbilden, dass sie sehr stark zur vegetativen Vermehrung der Art beitragen (Fig. 261, 2—4). Öfter schliesst jeder Seitenspross mit einer solchen Knospe ab. Aus den unteren Blattachseln der blühenden Zweige bilden sich krummstabförmige, kurze Sprosse aus, die K. Schumann (149. S. 132) als Hakenzweige bezeichnet. Diese Sprosse laufen am Grunde in einen harten, scharf zugespitzten Teil aus: die Reste der Niederblätter dieser Sprosse verhärten gleichfalls, und da sie aufrecht abstehen, bilden sie eine Art Widerhaken, mit dem die jungen, austreibenden Knospen im Schlamme verankert werden, so dass sie nicht vom strömenden Wasser mitgezogen werden können. Die Winterknospen sind umgeben von auffällig breiten, kurzen Blättern mit breiter, abgerundeter Spitze. Das oder die beiden unteren der die Knospe einhüllenden Blätter sind auffällig derb, fast lederartig und im Frühjahr braun gefärbt; beim nächstoberen, etwas hervorragenden Blatte ist meist nur die mittlere Partie von dieser Beschaffenheit. Die Sprosse sinken zu Boden, legen sich dort meist flach auf den Schlamm, in den sie mehr oder weniger tief einsinken oder eingespült werden, und treiben aus ihrer sich im Frühjahre aufrichtenden Spitze einen Laubtrieb, der oft erst sehr spät sich zur Bildung neuer Grundachsen anschickt. Ich sah verzweigte Laubsprosse aus solchen Winterknospen hervorgehen, die die Länge von 4 dm erreicht hatten, und aus der Achsel des zweiten Blattes entwickelte sich erst dann eine kurze Grundachse.

Der anatomische Bau der Winterknospenachse ist von der normalen dadurch verschieden, dass in den sehr verkürzten Stengelgliedern der Zentralzylinder schwächer wird, die mechanischen Gewebeteile sehr reduziert sind. Da die Luftkammern kleiner werden, wird das ganze Gebilde spezifisch schwerer, sinkt daher unter. Die parenchymatischen Zellen sind grösser und sehr stärkeführend, oft mit Stärke ganz erfüllt. Durch diesen Bau wird die ganze Knospenachse sehr brüchig, löst sich daher auch sehr leicht von der Ursprungsachse ab. Die Blätter der Winterknospen sind erheblich dicker, in den meisten Teilen mehrmal so dick als die normalen Blätter. Raunkiär hat die Winterknospen anatomisch untersucht und gefunden, dass, während im Stengel die mechanischen Elemente, wie bemerkt, zurücktreten, sie bei den Blattorganen erheblich kräftiger sind. Selbst seitlich der Nerven sind die Blätter etwa 12 oder mehr Zelllagen stark, in die auf beiden Seiten je eine Reihe kräftiger Baststränge eingebettet liegen (Fig. 261, 6); an der Oberseite findet man sie meist 2—3 Zellen unterhalb der Epidermis, an der Unterseite an der Epidermis, oder von ihr durch eine Zelllage getrennt. Alternierend mit den Bastbündeln verlaufen im Innern grosse Lufträume.

Die Laubblätter sind auffallend wenig veränderlich, sie sitzen auf der Fläche des Stengels und werden bei einer Breite von meist 3, selten 2 oder 4 mm, in fliessendem Wasser bis zu 2 dm lang. Die abgerundete Spitze verschmälert sich bei diesen langblätterigen Exemplaren öfter deutlich, so dass die

Blattspitze dadurch der der folgenden Art ähnlich wird. Aus der abgerundeten Spitze tritt eine kurze Stachelspitze hervor, die nur bei den stark abgestutzten Blättern der Winterknospen und den untersten Laubblättern öfter undeutlich wird. Ein keilförmiger Grund hängt damit zusammen, dass der Übergang der stielrundlichen Grundachse in den flachgedrückten Stengel nicht sofort an der Aufrichtungsstelle geschieht, sondern erst da allmählich beginnt, wo die Laubblätter anfangen, für die untersten ist daher noch keine so breite Ansatzfläche vorhanden. Die Nervatur dieser und der folgenden Art ist sehr charakteristisch durch die stark genäherten, nur wenig Blattmasse zwischen sich lassenden Nerven (Fig. 261, 1). Durch das ganze Blatt verlaufen 3 oder 5 grössere Längsnerven, die aus echten Gefässbündeln gebildet werden, die zahlreichen zwischen ihnen verlaufenden Nerven bestehen lediglich aus Bastfasern. Auch der kräftige, unmittelbar unter der Epidermis am Blattrande verlaufende Nerv (Fig. 261, 1, 3, 5) besteht ganz aus mechanischen Elementen. Besonders stark ausgebildet sind die Nerven in tiefem, strömendem Wasser, so dass hier die Blätter trotz ihrer Länge oft starr sind.

Die Nebenblätter sind sehr lang, oft bis 4 cm, weisslich und schlaff.

Die nur mässig, meist 1—2 cm lange, dichte Ähre trägt gewöhnlich nur 10—15 Blüten und steht auf einem oberwärts nicht verdickten, etwa 2 mm dicken, meist 2—4 cm langen Stiele. Reicht diese Länge zur Erhebung über den Wasserspiegel nicht aus, so verlängern sich die oberen Stengelglieder erheblich und erreichen dann die oben angegebene Länge von bis zu 2 dm. Die Blüten entwickeln sich vom Juni bis August. Von Bestäubungseinrichtungen ist besonderes nicht bekannt, die Protogynie ist nicht so stark ausgeprägt wie bei vielen andern Arten, so dass Selbstbestäubung am Schlusse des weiblichen Stadiums nicht ausgeschlossen erscheint. Gerade von dieser Art bemerkt Raunkiär die oben (S. 419) erwähnte Möglichkeit der Übertragung des Pollens durch Schnecken (*Succinea*-Arten). Die Früchtchen sind halbkreisförmig, etwa 2 mm lang, mit konvexer Bauchseite und sehr kurzen, nicht 1 mm langen Spitzchen (Fig. 261, 8).

P. acutifolius Link steht der vorigen Art sehr nahe und stimmt auch ökologisch und anatomisch mit ihr in den wesentlichen Punkten überein. In seiner Verbreitung weicht er insofern ab, als er auch im südlicheren Deutschland bis zu den Alpen fast überall zerstreut auftritt und auch noch in Ungarn und Siebenbürgen verbreitet ist. In den Alpen kommt er in der Bergregion hin und wieder vor. Vom südlichen Skandinavien, Dänemark und England reicht seine Grenze über Nord- und Mittel-Frankreich nach dem mittleren Italien, der nördlichen Balkanhalbinsel nach Transkaukasien. Ausserhalb Europas ist er sonst nach Bennett noch in Australien beobachtet.

Die Standorte sind insofern von denen des *P. compressus* verschieden, als die Pflanze sich selten in etwas stärker fliessendem Wasser findet, bei uns wächst sie fast stets in etwas tieferen bis flacheren Gräben und Teichen u. ä. Nach Magnin[1]) soll sie kalkscheu sein, vgl. indessen S. 432.

Die Wurzeln zeigen bei dieser Art mitunter auffällige Krümmungen, wie sie bei *P. obtusifolius* und *Zannichellia* eingehender beschrieben sind.

Der Stengel ist meist dicht gabelästig und nicht über 5—6 dm lang; Sauvageau beobachtete indessen bis über 2 m lange Pflanzen. Das Austreiben der Reserveknospen am Grunde der Laubtriebe beobachtete ich bei dieser Art viel häufiger als bei der vorigen. Die Anatomie stimmt im wesentlichen mit der von *P. compressus* überein. Der Zentralzylinder (Fig. 262, 2) erscheint etwas einfacher gebaut; in dem grossen mittleren Gefässbündel, welches von den seitlichen durch je 2—3 Zellschichten starkes, recht dickwandiges Bastgewebe ge-

---

[1]) Bull. de la Soc. Botan. de France. Bd. 43, S. 445.

schieden ist, sind zwei Siebröhrengruppen bemerkbar. In den Xylemgängen der drei Bündel finden sich nach Schenck vielfach Reste von Spiralfasern. Die Endodermis ist stark verdickt. An den flachen Seiten liegt zwischen der Epidermis

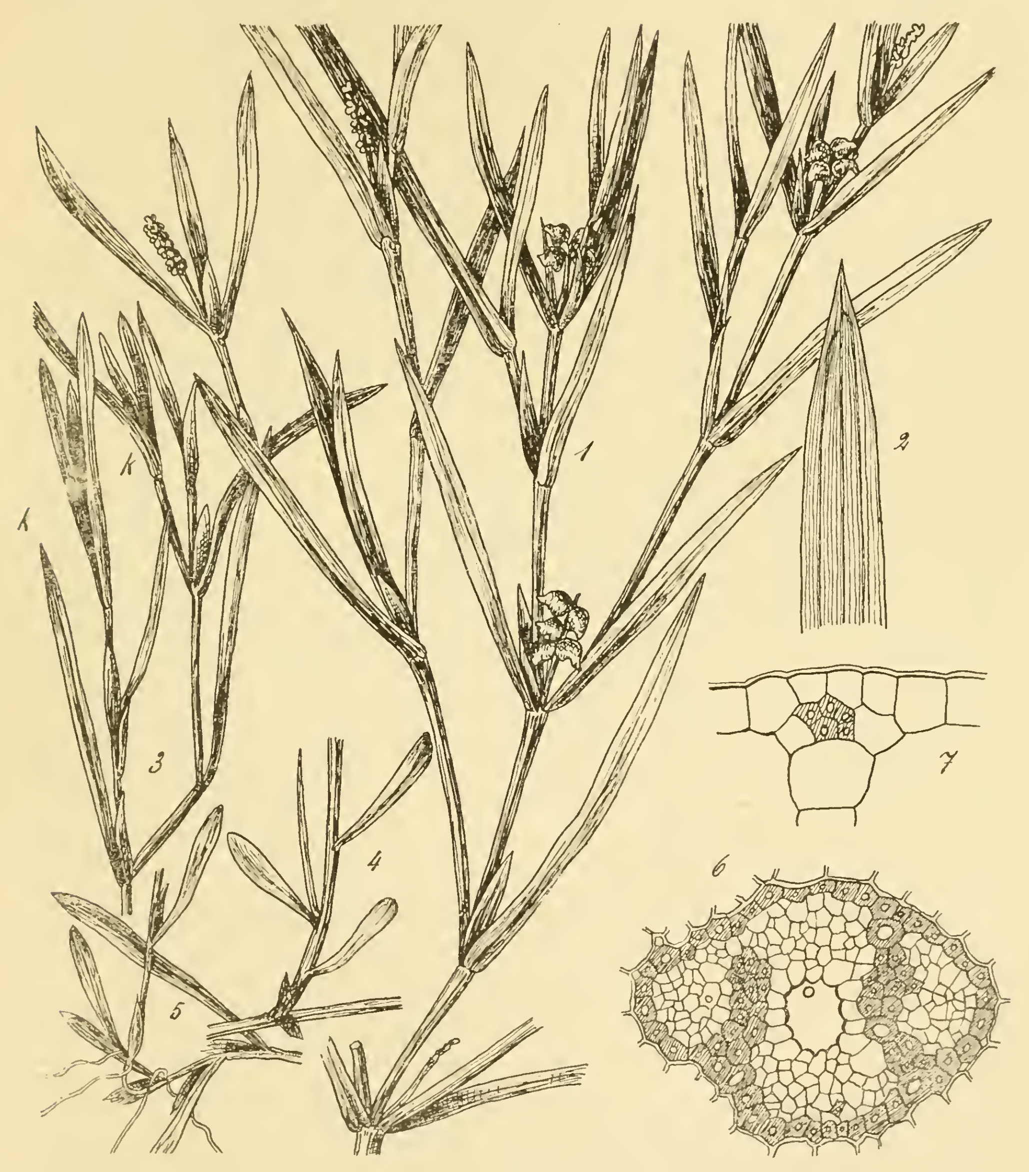


Fig. 262. *Potamogeton acutifolius.*

1 Zweig mit Blüten und Früchten; 2 Blattnervatur; 3 Zweig mit Winterknospen (k); 4 unterster Teil eines Sprosses mit abgerundeten Blättern; 5 austreibende Winterknospe; 6 Querschnitt durch den Zentralzylinder des Stengels, 290 : 1; 7 Rindenbündel. 290 : 1. (1 Nach Reichenbach, 5 nach Sauvageau, 6, 7 nach Schenck, das übrige Original.)

und dem Zentralzylinder nur eine Reihe von Luftgängen, während seitlich meist 6—7 eingelagert sind. Die subepidermalen Bastbündel sind ganz ausserordentlich stark verdickt. das Lumen ist bis auf eine ganz kleine Höhlung verschwunden

(Fig. 262, 7). An den Stengelknoten gibt Irmisch[1]) am Grunde der Blätter 1—2 schwärzliche Höcker an, die dem *P. compressus* fehlen. Er erklärt sie für Anlagen von Wurzeln, die nicht zur Entwicklung gekommen sind, sondern im Rindenparenchym des Stengels verborgen bleiben. Ich habe von einem grossen Material nur einmal in grösserer Menge solche Wurzelanlagen, die mehr oder weniger weit entwickelt waren, beobachtet, kann daher die Angabe Irmischs nicht kontrollieren.

Die Winterknospen (Fig. 262, 3) sind denen von *P. compressus* sehr ähnlich, nur weniger derb. Die Achse ist gleichfalls sehr brüchig; Sauvageau bemerkt ganz richtig, dass sie, etwas zwischen den Fingern gedrückt, leicht alle Blätter einzeln entlässt. Die Blätter sind weniger verdickt als die der vorigen Art, führen aber auch viel Stärke. Meist entstehen die Winterknospen an den Enden der Laubtriebe, sie zeichnen sich dann durch ein trüberes Grün aus und lösen sich bei der Reife von den absterbenden Laubstengeln ab, indem der Stengel an einem Knoten bricht. In typischer Ausbildung sind die Knospen spezifisch schwerer als Wasser und sinken unter. Die Keimung geschieht fast stets auf die Weise, dass die Spitze sich aufrichtend weiter treibt, das Auswachsen der in den Achseln jedes Blattes befindlichen deutlichen Knöspchen ist nicht beobachtet worden.

Die Blätter erscheinen etwas mehr veränderlich als bei *P. compressus*, im allgemeinen sind sie durch die allmähliche Zuspitzung in die scharfe Stachelspitze sehr ausgezeichnet. Der Nervenverlauf ist dem der vorigen Art und zwar deren schwächeren Blättern ähnlich (Fig. 262, 2). Sehr auffällig ist die Gestalt der untersten Blätter, namentlich an Sprossen, die aus den Winterknospen hervorgehen; diese haben eine völlig abgerundete, nur schwach und mitunter undeutlich stachelspitzige Spitze und sind nach dem Grunde ganz allmählich verschmälert, so dass sie fast spatelförmig erscheinen (Fig. 262, 4). Die Verschmälerung hat ihren Grund in dem allmählichen Übergang der stielrundlichen dünnen Grundachsentriebe in die flachen, verbreiterten oberen Stengel, auf deren Fläche die Blätter sitzen. Die Länge und Breite der Blätter ändert nach den Standorten einigermassen ab, in mässig tiefem Wasser, in dem die Pflanze sich am häufigsten findet, sind die Blätter bis zu 15 cm lang und bis 4 cm breit (var. *major* Fieber). Dabei ist die ganze Pflanze verhältnismässig kräftig. Die schlankere und plötzlichere Zuspitzung ist ziemlich wechselnd, ja in den verschiedenen Regionen eines Stengels nicht immer gleichartig. In ganz flachen Gewässern, an Teich- und Seerändern ist erheblich seltener eine kleinere, höchstens 2—3 dm hohe Form (var. *minor* Fieber) mit nicht über 5 cm langen und wenig über 2 mm breiten, durch lange Zuspitzung ausgezeichneten Blättern. Der anatomische Bau der Blätter ist nach Schenck dem der vorigen Art sehr ähnlich, nur scheint die obere Epidermis weniger deutlich ausgeprägt und von den übrigen Parenchymzellen ähnlichen Zellen gebildet.

Die Nebenblätter sind meist nicht bis 2 cm lang, oberwärts sehr dünn und hinfällig, leicht und bald zerfasernd, oft schon frühzeitig oben zweispaltig. Am Grunde finden sich ähnliche Höhlungen, die ein gelbes Öl enthalten, die aber erheblich flacher sind als bei *P. obtusifolius* und deshalb nicht so stark als Wülste hervortreten.

Die Ährenstiele sind kaum 1 mm dick und etwa 5—10, seltener bis 15 mm lang, etwa so lang, d. h. etwas kürzer oder nur wenig länger als die Ähre. Diese trägt meist nur 4—6 Blüten und ist etwas locker. Die sich

[1]) Abhandl. des Naturwissenschaftl. Vereins der Provinz Sachsen und Thüringen. Bd. II, 1858, S. 25.

von Juli bis August entwickelnden Blüten sind nach Almquist[1]) dadurch ausgezeichnet, dass zwei Staubblätter nur mit rudimentären Staubbeuteln versehen sind. Das Verhältnis der Länge des Stieles zur Ähre und die so kurze Ähre selbst unterscheiden diese Art sehr wesentlich, ebenso die Gestalt der grösseren, bis fast 3 mm langen, oft fast kreisrunden Früchtchen, die ein mässig langes, oft bis über 1 mm langes, etwas rückwärts gekrümmtes Spitzchen besitzen (vgl. Fig. 240, 4, S. 421). Dieses Spitzchen trägt sehr zur leichteren Verbreitung durch Anhaften an Vögeln u. dergl. bei.

14. Potamogeton obtusifolius Mert. u. Koch.

Vgl. S. 467. Im nördlichen Mitteleuropa ist *Potamogeton obtusifolius* Mert. u. Koch in Teichen und Gräben sehr verbreitet, oft mit *P. acutifolius*; in den Alpen wie im ganzen südlichen Europa (dort nur noch in Nordspanien) sehr zerstreut, im Norden bis etwa zum 64.^{0} n. Br. vorrückend; ausserhalb Europas nur noch in Westsibirien, in Persien und in Nordamerika.

Die Grundachse ist sehr dünn, kaum über 1 mm dick, und meist ziemlich kurz, die einzelnen Achsenglieder erreichen kaum 3 cm Länge. Sie kriecht sehr

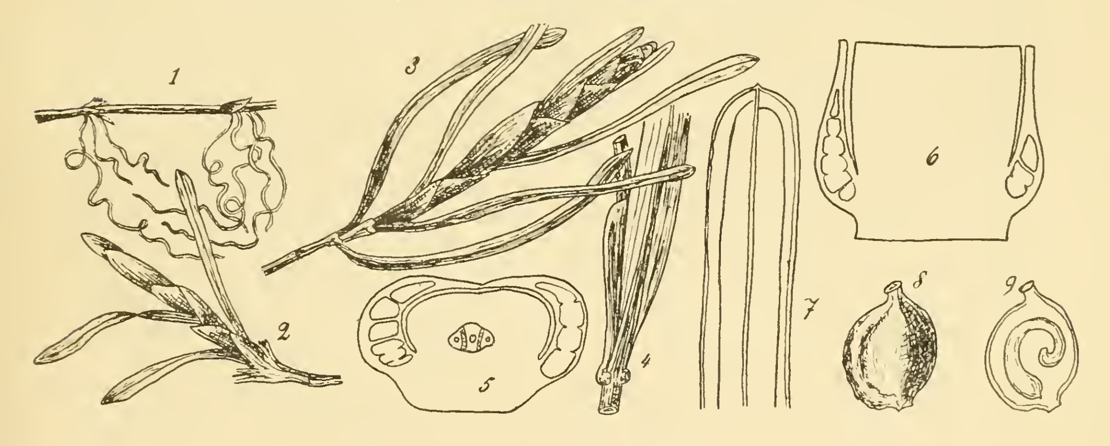


Fig. 263. *Potamogeton obtusifolius.*
1 Stengelteil mit „windenden" Wurzeln; 2 und 3 Winterknospen; 4 Höcker am Blattgrunde; 5 Quer- und 6 Längsschnitt durch den Stengel und Höcker; 7 Nervatur des Blattes; 8 Früchtchen; 9 dasselbe im Längsschnitt. (4, 5, 6 nach Raunkiär; 8, 9 nach Reichenbach; 3 nach Irmisch, unter Benutzung einer vorliegenden Knospe verändert; 1, 2, 7 Original.)

flach im Boden und bewurzelt sich zumeist aus den beiden ersten Stengelknoten, seltener (im Herbst) ist nach Irmisch der erste Stengelknoten wurzellos. Das dritte Blatt (aus dem der Reservespross der Grundachse entspringt) ist meist bereits ein Laubblatt. Der dünne Laubstengel ist dicht gabelästig, oft sehr sparrig verzweigt, bis fast 1 m lang. Die einzelnen Stengelglieder sind meist nur 1—3, selten bis 8 cm lang und flach zusammengedrückt, jedoch mit abgerundeten Kanten. Im Querschnitt beobachtet man im Rindenparenchym auf den flachen Seiten zwischen dem Zentralzylinder und der Epidermis 1—2, an den Schmalseiten 4—5 Reihen von Luftgängen.

Die Überwinterung der Art geschieht ausser durch das Ausdauern der jungen Grundachsenteile durch eine sehr ausgiebige Brutknospenbildung. Alle noch wachstumsfähigen Spitzen der Laubtriebe, selbst solcher von blütentragenden

[1] Bot. Centralblatt, Bd. 38, 1889, S. 620.

Stengeln, stellen gegen das Ende des Sommers ihr Längenwachstum ein; nachdem einige von den vorhergehenden Blättern nicht wesentlich verschiedene Blätter mit verlängerter Spreite, jedoch durch viel kürzere Internodien getrennt, erzeugt worden sind, legen sich alle folgenden Blätter ganz dicht aufeinander, die häutigen Nebenblätter umschliessen das ganze Gebilde fest, so dass die sichtbaren Blattspreiten nur wenig abstehen und hervorragen. Das Ganze stellt eine bis etwa 5 cm lange, lanzettliche, fast zapfenartige, zusammengedrückte Brutknospe dar, die im Herbst von dem sehr brüchig werdenden Stengel abbricht und zu Boden sinkt. Die äusseren Blätter bräunen sich, die inneren bleiben grün. Im Stengelteile, sowie in den grünen Blättern findet sich reichlich feinkörnige Stärke. Diese Brutknospen werden oft in so grosser Menge gebildet, dass der ganze Schlamm des Gewässers mit ihnen bedeckt erscheint und dass man mit einem Handgriff oft mehrere zugleich auffängt. Jedoch ist diese Ausbildung nicht immer gleichmässig, und Sauvageau (137. S. 105) zweifelt deshalb die Angaben Irmischs einigermassen an; ich habe jedoch mehrfach ähnliche Knospen, wie sie Irmisch beschreibt, beobachtet, allerdings nicht so häufig an den Enden der Laubtriebe, als in den Achseln absterbender Blätter (Fig. 263. 2). Diese Knospen sind im Durchschnitt kleiner als die endständigen, aber meist dichter und mehr knospenartig. An den Enden der Laubtriebe finden sich nicht selten Gebilde, die äusserlich kaum knospenartig aussehen, da man nur deutliche Laubblätter bemerkt; genauere Untersuchung zeigt aber, dass das Innere sehr stärkehaltig ist und die Stengelglieder knospenartig verdickt sind. Es scheint überhaupt, als wenn gerade bei dieser Art die Form der Winterknospen sehr durch den Standort (Wasserwärme u. s. w.) und die mehr oder minder fortgeschrittene Jahreszeit beeinflusst würde. Im Frühjahr bieten die Winterknospen noch deshalb ein besonderes Interesse, weil sie wohl am ausgeprägtesten die sogenannten windenden Wurzeln zeigen (Fig. 263. 1), wie sie zuerst an *Zannichellia* bemerkt wurden. Oft sind die aus den Winterknospen hervorgehenden Wurzeln fast regelmässig korkzieherartig gewunden. Es kann dies auch hier wohl lediglich den Nutzen haben, die jugendlichen Gebilde möglichst fest im Schlamme zu verankern.

Die Blätter sind meist 2—8 cm lang und 1—3 mm breit; die Spitze ist fast stets stumpf mit einem meist sehr kurzen Stachelspitzchen, nur an den oberen Blättern zeigt die Spitze eine etwas allmähliche Verschmälerung. In der Längsrichtung verlaufen nur 3—5 Nerven, von denen nur der Mittelnerv derber ist (Fig. 263. 7). In stehenden oder langsam fliessenden und in schneller fliessenden Gewässern ist die Blattbreite einigermassen veränderlich, am häufigsten findet man dicht gabelästige Pflanzen mit etwa 2—3 mm breiten, stumpfen Blättern (var. *latifolius* Fieber) an den von der Pflanze am meisten bevorzugten ruhigen Standorten. In fliessendem Wasser geht mit einer Verlängerung der Stengelglieder, wodurch die Pflanze weitläufig ästig wird, eine Verlängerung und namentlich Verschmälerung der Blätter Hand in Hand. Die Blätter sind alsdann oft nur etwa 1 mm breit und die oberen meist spitzlich (var. *angustifolius* Fieber). Die Pflanze nähert sich dadurch in der Tracht dem *P. mucronatus*.

Die Nebenblätter sind verhältnismässig sehr breit, bis etwa 1.5 cm lang, weisslich-gelblich und besonders unterwärts oft etwas derb. Am Grunde sind sie gewöhnlich deutlich, fast öhrchenartig erweitert, es ist jederseits vom Blattgrunde ein Höcker vorhanden, der mit blossem Auge sichtbar ist. Raunkiär hat diese Gebilde genauer untersucht (Fig. 263. 4—6) und gefunden, dass es sich dabei um Höhlungen im Innern des scheidenartigen Nebenblattes handelt, die durch die Resorbierung des Zellgewebes an jener Stelle zu stande kommen. Diese und die umgebenden Zellen enthielten viel Öl, so dass sich das Innere mit Öltropfen ausfüllte. Ich fand in einigen Fällen so viel Öl, dass fast die ganze Höhlung

davon erfüllt war und dass das ganze Gebilde im unverletzten Zustande von dem durchscheinenden Öle lebhaft gelb erschien. Später färben sich die Anschwellungen dunkel.

Dem Blütenstande gehen Laubblätter voran, deren ziemlich grosse Scheiden im jugendlichen Zustande den Blütenstand umfassen, so dass das untere Blatt des Paares das obere und dieses wieder den Blütenstand umschliesst. Aus den Achseln beider Blätter entspringen Laubsprosse. Die Ährenstiele sind nur etwa 1 cm lang, meist kürzer, und tragen die kurzen, nur 6—8 blütigen Ähren. Die Blüten stehen in zweigliedrigen Wirteln. Von dieser Art gibt auch Raunkiär an, dass er sie unter Verhältnissen beobachtet habe, die auf ein Blühen unter Wasser schliessen liessen (vgl. das Allgemeine S. 419 f.). Die Früchtchen stehen meist dicht gedrängt und sind schief-verkehrt-eiförmig, etwa 2 mm lang, aussen stumpf gekielt und etwas höckerig, an der Spitze tragen sie ein meist kaum 1 mm langes gerades Spitzchen. Ein Schwimmvermögen besitzen sie nicht (Ravn, 155, S. 145). — Einen Keimling hat Irmisch (88, Taf. 1, Fig. 17—26) sehr gut abgebildet.

Potamogeton pusillus L. und Verwandte.

Hierher gehört neben der in der Überschrift genannten, mit *P. mucronatus* Schrad. und *P. rutilus* Wolfg. eine Gesamtart bildenden Art auch *P. trichoides* Cham. u. Schlechtend., die in der Tracht ausserordentlich ähnlich sind und auch in ihren ökologischen Eigentümlichkeiten sehr übereinstimmen. Sie sind (vergl. S. 467) alle ausgezeichnet durch die wenigstens 2—3 mal die Länge der Ähre erreichenden Ährenstiele. *P. trichoides* ist bemerkenswert durch seine fast halbkreisrunden Früchtchen, deren kurzes, gerades Spitzchen das obere Ende der unteren, mit einem Vorsprunge versehenen, sonst fast geradlinigen Bauchkante bildet. Die Blätter erscheinen bei ihm durch die Lupe einnervig, während bei den andern Arten mit Ausnahme einer Varietät des *P. pusillus* alle Blätter deutlich 3—5 Nerven besitzen. *P. rutilus* ist durch halbovale, rückenseits abgerundete, nicht gekielte Früchtchen mit geradem Spitzchen ausgezeichnet, bei *P. pusillus* und *P. mucronatus* ist an ihnen ein deutlicher Kiel ausgebildet und neben den Kielen verläuft je eine hervorragende Linie. Bauchseits sind die schiefovalen Früchtchen stumpf bis mässig scharf gekielt, oben besitzen sie ein kurzes, gerades Spitzchen.

Alle vier Arten sind nur mässig gross, die Stengel sind selten über 1 m lang und meist reichlich verzweigt, gabelästig. Auch ihre Standorte haben viel Übereinstimmendes, sie lieben im allgemeinen flacheres bis mässig tiefes, klareres Wasser, in dem sie oft in grossen Mengen vorkommen und das ganze Wasser mit ihren feinen Zweigen und Blättern durchsetzen. Häufig findet man sie auch zwischen grossen Wasserpflanzen, so z. B. zwischen *Nymphaeaceen* oder in kleineren Gewässern zwischen den Rohrgräsern u. s. w. Aus den ruhigen Buchten grösserer Flüsse, aus Altwässern u. ä. werden sie oft bei verändertem Wasserstand oder nach aussergewöhnlicher Wasserbewegung in grösseren Mengen losgerissen und treiben in ganzen Watten stromab.

Die Grundachse ist dünn, oft reich verzweigt, oft jedoch auch nicht ausgebildet. Sauvageau und auch ich beobachteten Pflanzen, die mehrere Dezimeter Länge besassen und keinerlei verlängerte Grundachse zeigten. Diese waren zumeist aus Winterknospen oder richtiger Brutknospen — denn sie entstehen mitunter bereits früh im Jahre — hervorgegangen, hatten am Grunde aus den Stengelknoten der Grundachse oder aus den ersten des daraus hervorgegangenen Stengels (öfter stark gekrümmte) Wurzeln erzeugt. Diese Pflanzen brachten im Herbste wieder Winterknospen hervor und starben im übrigen, wie es schien,

ganz ab, während sonst ja die Mehrzahl der hierher gehörigen Arten mehr oder weniger immergrün ist.

Die Stengel sind, wie erwähnt, dicht gabelästig, sie haben meist nur ziemlich kurze, selten bis 1 dm lange Stengelglieder, und sind mehr oder weniger stark zusammengedrückt oder fast stielrund. Anatomisch ist der Stengel sehr einfach gebaut. Der Zentralzylinder ist ganz rund oder doch nur schwach zusammengedrückt. Die noch bei den vorigen Arten deutlich von dem grossen mittleren Bündel getrennten seitlichen sind durch Schwinden des Grundgewebes bezw. der bei den letzten Arten vorhandenen Bastgruppen mit dem mittleren verschmolzen. Durch die Mitte verläuft ein verhältnismässig sehr weiter Xylemgang (vgl. *P. pusillus*, Fig. 265, 5). Die vier Siebröhrengruppen sind noch deutlich getrennt, da sich von der Endodermis her einige (öfter nur eine) wenig verdickte Fasern vorschieben, die bis an das Holzparenchym reichen (Schenck, 144, S. 43). Die Endodermiszellen sind mehr oder weniger, meist ringsum verdickt. Die anatomischen Verhältnisse nähern sich also mehr und mehr denen von *Zannichellia* und *Ruppia*. Das Rindengewebe zeigt eine je nach der Stärke der Zusammendrückung verschiedene Anordnung der Luftkammern, an den flachen Seiten liegen meist nur 1, seltener 2 Reihen, zwischen Endo- und Epidermis an den Schmalseiten bis zu 4 oder 5. Die äusserste wird stets von der Epidermis direkt begrenzt, während die innere selten an die Endodermis selbst anstösst. Mechanische Stränge befinden sich lediglich unterhalb der chlorophyllführenden Epidermis und bestehen aus wenigen, mehr oder weniger stark verdickten Bastfasern.

Die Überwinterung geht auch bei allen Arten in ähnlicher Weise vor sich. Zunächst überwintern sie mit Ausnahme des *P. mucronatus* und *P. trichoides* durch kürzere oder längere grüne Laubtriebe. An den Zweigspitzen und seltener in den Blattachseln bilden sich bei allen Arten Winterknospen, die durch etwas dunklere Farbe und mehr oder weniger grössere Dicke auffallen. Sie besitzen eine verkürzte Achse, sind von einem oder einigen Nebenblättern umschlossen und enthalten reichlich Stärke. Trennen sie sich dicht unterhalb ihres untersten Stengelgliedes ab, so sinken sie sofort zu Boden, lösen sie sich aber mit einem Teile des Stengels und einigen daranhängenden Laubblättern los, so steigen sie auf und schwimmen oft lange umher. Wahrscheinlich sinken sie dann nach dem Absterben des mitgeführten Stengelteiles auch unter. Das Austreiben der Winterknospen erfolgt ähnlich wie bei den zuletzt beschriebenen Arten, indem nicht wie bei *P. crispus* und andern irgend eine seitliche Knospe den jungen Spross erzeugt, sondern das im Herbst unterbrochene Längenwachstum wird im Frühjahr fortgesetzt. Es tritt dies bei den *P. pusillus* ähnlichen Arten noch besonders dadurch deutlich hervor, dass die Achse der Knospe selbst sich beim Austreiben erheblich streckt (vgl. Fig. 267).

Die Blätter aller Arten sind ziemlich einfach gebaut. Durch das schmallinealische, flache, seltener durch Einrollung der Spreite borstlich erscheinende Blatt verlaufen ausser dem Mittelnerven und dem nur bei anatomischer Untersuchung sichtbaren mechanischen Bündel des Randes meist 3, selten bis 5 Nerven, die sich aber bei schmalblättrigen Formen dem Mittelnerven so nähern können, dass sie mit unbewaffnetem Auge oder bei gewöhnlicher Lupenvergrösserung nicht sichtbar werden. Die seitlichen Längsnerven sind mit dem Mittelnerven meist durch ziemlich spärliche Quernerven verbunden, verlaufen aber, mehr oder weniger von der Spitze entfernt, bogig in den Mittelnerven (Fig. 264, 2). Der Randstrang ist nur oben und unten mit den übrigen verbunden. Die Gefässbündel aller Blätter sind stark reduziert. Der Mittelnerv ist stets von einem Halbkreis von Luftkammern umgeben, daher tritt er unterseits verhältnismässig stark hervor (Fig. 232). Die Blattfläche zwischen den Nerven besteht nur aus drei Lagen von parenchymatischen Zellen. Die Blattspitze ist meist ziemlich scharf.

Die Blütenstände stehen, wie oben bemerkt, auf etwas verlängerten Stielen, die mitunter oberwärts etwas verdickt sind. Die Ähren ragen fast stets aus dem Wasser hervor, doch finden sich, wie oben S. 420 bemerkt, auch Fälle, in denen sie sich unter Wasser entwickeln. Die obersten Blüten der Ähren kommen meist nicht zur vollen Entwicklung, oft bleiben sie im Knospenzustande und gehen so wieder unter das Wasser zurück, um abzusterben. Das Zurücksinken ins Wasser erfolgt durch Verlängerung der seitlichen Fortsetzungssprosse aus der Achsel der obersten Laubblätter. Die Früchtchen besitzen kein Schwimmvermögen; nach Hegelmaier (78, S. 316) enthalten sie, wenigstens bei *P. mucronatus* und *P. pusillus*, keine Lufthöhlen, bei *P. trichoides* sind diese sehr beschränkt.

15. Potamogeton mucronatus Schrad.

Von den verwandten Arten ist diese noch verhältnismässig am häufigsten aus strömendem Wasser bekannt, namentlich nicht selten aus Flüssen. Im ganzen Mitteleuropa verbreitet, wird sie wohl sehr häufig nicht von den ähnlichen Arten (auch von *P. obtusifolius*) geschieden. Ausserhalb Mitteleuropas ist *P. mucronatus* von Nordeuropa bis zu den Pyrenäen, Südrussland und östlich bis zum Ural bekannt. In Nordamerika kommt er südlich bis nach Mexiko vor; die Angaben aus Südafrika sind zweifelhaft.



Fig. 264. *Potamogeton mucronatus.*
1 Spitze eines Triebes; 2 Blattnervatur; 3 Trieb mit Winterknospen (bei k); 4 Blatt mit der Vermehrung dienendem Blattbüschel (Kurztrieb); 5, 6 Früchtchen. (5, 6 nach Reichenbach, sonst Original.)

Die dünne Grundachse dieser Art kriecht ziemlich lang und ist durch Entwicklung der Reserveknospen meist reich gabelästig. Dadurch bildet die Pflanze oft dicht verfilzte, schwer entwirrbare Massen. Der Stengel ist ziemlich stark zusammengedrückt, nicht so rundlich, wie bei *P. pusillus*, und meist ziemlich stark, oft bis über 1 m verlängert. Durch die öfter bis 1 dm lang gestreckten (meist allerdings nur 3—5 cm langen) Stengelglieder ist er verhältnismässig weitläufig ästig. Sehr auffällig sind die meist zahlreich in den Achseln der stengelständigen Laubblätter entspringenden Kurztriebe mit den büschelförmig gestellten

Blättern, wie sie bei *P. trichoides* näher beschrieben sind. Die Luftkammern sind im Querschnitt des Stengels so verteilt, dass an den Breitseiten 1—2 Reihen liegen, an den Schmalseiten 4—5.

Die Winterknospen sind die grössten unter den verwandten Arten; sie kommen in zweierlei Form zur Ausbildung. Die häufigste ist die dem *P. obtusifolius* ähnliche (Fig. 264, 3), wo über zwei genäherten Blättern die Knospe in eine Anzahl von Nebenblättern eingeschlossen ist. Solche Winterknospen bilden sich häufig an jeder Sprossspitze aus, so dass die ganze Pflanze damit behangen erscheint. Seltener ist die Ausbildung verkürzter Vermehrungssprosse in der Achsel des oberen von zwei unterhalb der Blütenstände genäherten Blättern. An diesen (Fig. 264, 4) tragen sämtliche Blätter deutliche Spreiten. Die Achse bleibt völlig verkürzt, verdickt sich und führt reichlich Stärke. Die Blätter stehen bis zu 10 an Zahl fächerförmig in der Achsel des betreffenden Blattes. Infolge der Brüchigkeit des Achsengrundes löst sich das Gebilde sehr leicht ab. Beim Austreiben bilden sich an diesem Körper zunächst deutlich gewundene Wurzeln (wie bei *P. obtusifolius*, vgl. Fig. 263, 1), die hier sicher sehr wesentlich der Festlegung des jungen Pflanzenkörpers dienen.

Die Blätter sind meist 4—5 cm, selten nur 2 oder bis 7 cm lang und bis etwa 2,5 mm breit. Die Spitze ist stumpf oder spitzlich mit mehr oder weniger deutlicher Stachelspitze. Jederseits vom Mittelnerven, der bei dieser Art abweichend von *P. pusillus* wenigstens in der unteren Hälfte von einem Mittelstreifnetz begleitet wird, verlaufen ausser dem Randnerven noch 1—2 Längsnerven, die sich sehr nahe der Spitze mit dem Mittelnerven vereinigen (Fig. 264, 2). Die Blätter sterben ziemlich schnell mit den Laubstengeln ab und oft schon im Frühherbst sind die oberirdischen Teile der Pflanze völlig verschwunden (19, S. 97).

Die Nebenblätter (stipulae) bieten bei dieser Art eine besonderes Interesse; sie sind bis über 1 cm lang, ziemlich zart und später an den Spitzen ausgefranst. An den ausgewachsenen Blättern findet man fast stets zwei völlig getrennte Stipulae vor, ein sehr charakteristisches Merkmal der Art. Schumann hat die Entwicklungsgeschichte (149, S. 122) eingehend untersucht und gefunden, dass die Spaltung durch nachträgliche Zerreissung in der Mitte geschieht.

Die Ähren stehen auf meist 3, seltener nur 2 oder bis 5 cm langen, nach der Spitze zu meist deutlich verdickten Stielen. Die 3—10 mm lange Ähre wird aus zweigliedrigen Blütenquirlen gebildet. Nach der Befruchtung verlängert sich die Ährenachse bis zu 1,5 cm, so dass die Ähre unterbrochen erscheint und die Früchtchen etwas voneinander stehen. Die Früchtchen sind etwa 2 mm lang, oval und glatt und besitzen eine kurze Spitze.

16. Potamogeton pusillus L.

Diese vielleicht häufigste Art der Gattung in Mitteleuropa findet sich zumeist in Gräben und Tümpeln, seltener in grösseren Gewässern, fast überall nicht selten. In den höheren Gebirgen ist sie weniger verbreitet, steigt indessen in den Alpen bis über 2000 m an (19, S. 316). Wie ihre Verbreitung in Mitteleuropa gross ist, ist so sie auch im übrigen Teile Europas und in den meisten andern Weltteilen meist keine seltene Pflanze, nur in Australien und Polynesien ist sie nicht nachgewiesen.

Die Grundachse ist sehr fein und dünn, wie ja die Pflanze überhaupt in allen Teilen zierlicher ist als die vorige. Der Stengel ist meist kürzer, selten über 3/4 m lang, meist dünner und feiner, viel weniger zusammengedrückt, ja oft fast stielrund. Die Stengelglieder sind meist 1,5—3, seltener bis 5 cm lang, die Verästelung meist eine mehr oder weniger weitläufige, mitunter aber auch eine dichtere; die dichtästigen Formen sind selten und bilden sich in stehendem

Gewässern aus. Wie bei den meisten Pflanzen, sind auch bei den dichtästigen die Seitenzweige verhältnismässig kräftig und stehen dem Haupttriebe an Stärke und Länge nicht nach, der ganze Stengel erscheint dadurch gabelästig (var. *ramosissimus* Aschers.); sehr selten bleiben die Seitenzweige zum Teil so kurz, dass sie fast büschelförmig erscheinen (var. *squarrosus* A. u. G.). — Der Zentralzylinder ist sehr wenig flachgedrückt, öfter eher etwas vierkantig (Fig. 265, 5), er zeigt eine verhältnismässig starke (allerdings oft sehr wechselnde) Verdickung der Endodermis. Die Luftgänge in der Rinde sind so angeordnet, dass an den Längsseiten 1—2 Reihen, an den Schmalseiten 3—4 Reihen liegen. Die Anatomie der Wurzel schildert Sauvageau (134).



Fig. 265. *Potamogeton pusillus.*

1 Spitze der var. vulgaris Fries; 2 Trieb einer schmalblättrigen Pflanze; 3 Blattnervatur der var. vulgaris, 4 der var. Berchtoldii (Fieber); 5 Querschnitt durch den Zentralzylinder des Stengels (nach Schenck), 290 : 1; e die stark verdickte Endodermis; x der grosse Xylemgang, 4 Phloëmgruppen; 6 Zweig der var. tenuissimus Mert. u. Koch; 7 Zweig mit Winterknospen (bei k); 8 dasselbe, das Stengelglied a ist um die Hälfte verkürzt und in der Natur abwärts gebogen; 9—12 Früchtchen, 11 und 12 der var. Berchtoldii (Fieber). (Original, z. T. mit Benutzung von Reichenbach.)

Oft schon während des Sommers (ich beobachtete sie schon von Mai ab) bilden sich an den Enden der Laubtriebe Vermehrungsknospen aus; es sind dies ziemlich kleine, von 2 oder 3 genäherten Blättern gestützte, meist nur wenig über 1 cm, bis etwa 1,5 cm lange, schmal-lanzettliche Gebilde, die sich später loslösen und leicht keimen (Fig. 265, 2). Ich sah schon im Juni junge Pflanzen aus den Knospen hervorwachsen. Im Herbst nehmen diese Knospen ganz erheblich zu und oft sind alle verlängerten Laubtriebe an jeder Spitze und auch in den Blattachseln damit besetzt. Die grosse Mehrzahl davon scheint den Winter an den Laubtrieben sitzend zu überdauern, ich fand sie im Januar zahlreich an den frischgrünen Trieben. Nur eine Anzahl langer Triebe, die im Sommer

reichlich geblüht hatten, war abgestorben und die Knospen lagen frei auf dem Grunde des Gewässers. Das Überwintern einer grossen Zahl grüner Laubtriebe unterscheidet *P. pusillus* von *P. mucronatus* sehr wesentlich. — Eine sehr auffällige Bildung bemerkte ich bisher nur in zwei Exemplaren. Nach Beendigung der Blütezeit waren die letzten Blütenstände nicht mehr zur Fruchtbildung gelangt, und der ganze Spross war von der Wasseroberfläche zurückgesunken. Aus den Achseln der obersten der letzten Ähre vorangehenden Blätter waren je zwei Triebe hervorgegangen. die mit einem sehr stark, bis über 6 cm verlängerten Stengelgliede begannen und bogig abwärts strebten. Am oberen Ende dieses Stengelgliedes folgte auf ein Laubblatt ein verdicktes kurzes Stengelglied (Fig. 265, 8), welches oben mit einem Paare sehr ungleicher genäherter Blätter abschloss. Die beiden letzten Blätter hatten ziemlich grosse Nebenblätter, wie sie sonst die jungen Blütenstände einzuschliessen pflegen. die aber hier eine wieder aufwärts gerichtete Knospe umschlossen. In warmes Wasser gebracht, trieben die Knospen bald Laubtriebe. An einer solchen Knospe sah ich deutlich neben der Knospe innerhalb der Nebenblätter vor dem schwächeren der beiden Blätter ein oberwärts verdicktes Achsenspitzchen, wohl eine fehlgeschlagene Ähre.

Die Blätter sind schmal und dünn, meist 1.5—3. seltener bis 5 cm lang. auch in der Breite sehr wechselnd, von fast fadendünnen bis zu 1.5 mm breiten findet man alle Übergänge. Abweichend von *P. mucronatus* ist der Mittelnerv niemals von einem deutlichen Mittelstreifnetz begleitet, die Spitze ist meist mehr oder weniger scharf (Fig. 265. 3. 4). Den Blattquerschnitt vgl. oben S. 414, Fig. 232. Bei den ganz schmalblättrigen Formen nähern sich die drei Nerven. die stets das Blatt durchziehen, derartig dem Mittelnerven, dass das Blatt selbst bei gewöhnlicher Lupenvergrösserung einnervig erscheint (var. *tenuissimus* Mert. u. Koch). diese Form wird oft mit *P. trichoides* verwechselt. Mit der Verbreiterung der Blätter rückt der seitliche Längsnerv jederseits vom Mittelnerven ab und verläuft bei den häufigsten Formen (var. *vulgaris* Fries) etwa in der Mitte zwischen diesem und dem Rande. Hier ist der Mittelnerv völlig einfach, oder ganz am Grunde läuft jederseits ein ganz feiner Nerv an ihm entlang. Bei kräftigen Abänderungen nun wird der Mittelnerv auf seiner ganzen Länge von den genäherten feinen Seitennerven begleitet (var. *Berchtoldii* Fieber). die grösseren Seitennerven sind dann dem Blattrande mehr genähert. In stehendem Wasser verkürzen sich die Blätter oft erheblich, sie sind dann höchstens 2 cm lang (var. *brevifolius* Meyer). Was in Herbarien unter letzterem Namen liegt, sind häufig die überwinternden kurzen Laubsprosse, die dann keinerlei Blütenanlagen zeigen. In tieferen oder etwas strömenden Gewässern kommen dagegen oft kräftige, meist zur var. *Berchtoldii* gehörige Pflanzen vor, die bis 5 cm lange. oft zugespitzte Blätter (und natürlich auch lange Stengelglieder) besitzen (var. *elongatus* Bennett).

Die Stipulae (Nebenblätter) sind nur bis 1 cm lang und ziemlich breit. Infolge der feinen häutigen Struktur sind sie sehr hinfällig und zerfasern meist sehr bald von der Spitze her, zweiteilig zerspalten indessen, wie bei *P. mucronatus*, sind sie niemals.

Die Blüten entwickeln sich in stehendem Wasser meist in sehr grosser Zahl, so dass oft die ganze Wasserfläche hellrötlich gefärbt erscheint. Namentlich in ruhigen Buchten, in Bassins u. ä. sieht man die Pflanze sehr reichlich blühen. Die 1.5—3 cm langen, fadenförmigen Ährenstiele tragen kurze Blütenstände, welche meistens 4—8 alternierende Blüten enthalten, deren schwache Protogynie Raunkiär bemerkt hat. und welche ziemlich locker an ihrer Achse stehen. Die in Hohenheim auf ihre Bestäubungseinrichtung untersuchten Exemplare zeigten sehr kleine, nur aus 2 oder 3 Blüten bestehende Ähren (var.

pauciflorus Schur), welche senkrecht über den Wasserspiegel hervorragten. Die Blüten waren deutlich protogynisch, aber mit regelmässig eintretender spontaner Selbstbestäubung. Zuerst entwickeln sich an jeder Blüte die vier papillösen, braunrötlichen Narben, während die den Pistillen anliegenden schmutzig-grünlichen Konnektivschuppen die dicht unter den Narben sitzenden, noch geschlossenen, gelblichweissen Antheren verbergen. Wenn später die Konnektivschuppen sich auseinander breiten, so behalten die Antheren ihre Stellung dicht unter den Narben bei und setzen beim Aufspringen (nach Vaucher, 187. Bd. 4, S. 228 durch Explosion) ihren gelblichweissen, pulverigen Pollen an die Ränder der noch frischen Narben ab, bevor er vom Winde fortgetragen wird (K).

Die Pollenkörner sind nach Warnstorf (208) weiss, tetraëdrisch, von wechselnder Grösse, einem durchschnittlichen Durchmesser von 25 μ, mit dicht warziger Exine. Nach Hegelmaier treten öfters Blüten mit 5 oder 6 Pistillen auf.

Die Früchte sind oval, denen von *P. mucronatus* ähnlich, aber meist nur wenig über 1 mm lang, meist sind sie glatt, seltener, so besonders bei der oben erwähnten var. *Berchtoldii*, höckerig.

17. Potamogeton rutilus Wolfg.

Diese *P. pusillus* sehr ähnliche, aber vornehmlich durch die S. 475 angegebenen Fruchtmerkmale verschiedene Art ist bei uns hauptsächlich in Seen, seltener in Flüssen zu finden. Im norddeutschen Flachlande ist sie anscheinend überall verbreitet, aber häufig übersehen. Aus dem mittleren und südlichen Deutschland liegen nur wenige Angaben vor, so dass sie im Gebiete ihre Südgrenze zu erreichen scheint. Im nördlichen Europa kommt die Pflanze bis zum mittleren Schweden und England vor, in Frankreich, ebenso wie im westlichen und nordwestlichen Russland ist sie anscheinend wenig verbreitet; ausserhalb Europas wächst sie in Nordamerika.



Fig. 266. *Potamogeton rutilus.*
1 Laubtrieb mit Blütenstand; 2 Blattnervatur; 3 austreibende Winterknospe mit den stumpfen unteren Blättern; 4 Früchtchen 5 dasselbe im Querschnitt. (1, 4, 5 nach Reichenbach, sonst Orig.)

Der Stengel ist nur schwach zusammengedrückt, meist nicht über 4 dm lang und nur am Grunde verzweigt, oberwärts dagegen nur wenig ästig. In der Rinde findet sich nur ein Kreis von Luftkanälen. Die Blätter (Fig. 266₁) sind ziemlich schmal und denen von *P. pusillus* ähnlich, jedoch meist sehr widerstandsfähig. Die unteren, abgestorbenen Blätter zersetzen sich nicht, wie bei der Mehrzahl der Arten, sondern verfärben sich allmählich, werden strohfarbig-bleich, bleiben aber in ihrer Gestalt vollständig erhalten, öfter biegen sie sich dabei scharf abwärts; besonders auffällig werden diese alten abgestorbenen Blätter, die der Pflanze oft ein eigenartiges Aussehen geben, an Laubstengeln, die aus Winterknospen hervorgewachsen sind. Tiselius[1]) be-

[1]) Potamog. Suec. exsicc. Fasc. III. 1897.

obachtete bereits, dass die untersten Blätter durch völlig abgerundete Spitzen ausgezeichnet sind (Fig. 266 3); aus keilförmigem Grunde werden sie streng linealisch und endigen ganz plötzlich in die abgerundete Spitze. Die Nervatur ist von der der vorigen Arten namentlich dadurch verschieden, dass die seitlichen Nerven ein ganz erhebliches Stück von der Blattspitze entfernt bereits in den Mittelnerv münden (Fig. 266 2), so dass also die Spitze einnervig bleibt. Die Nebenblätter sind etwas derb, meist spitz und oberwärts nicht faserig zerspalten.

Die Ährenstiele sind nach oben zu kaum verdickt und tragen eine Ähre, deren einzelne Blütenquirle bereits zur Blütezeit mehr oder weniger deutlich auseinandergerückt erscheinen. Die Blüten entwickeln sich meist im Juli und August. Die Bestäubungseinrichtungen stimmen vermutlich völlig mit *P. pusillus* überein. Die Früchtchen (Fig. 266 4) entwickeln sich oft nur spärlich, sie sind halboval mit geradem Spitzchen, etwa 1,5—2 mm lang; ihr Rücken ist völlig abgerundet und besitzt keinen Kiel; die ganze Fruchtschale ist etwas fettig glänzend.

18. Potamogeton trichoides Cham. u. Schlechtend.

Diese Art wächst vornehmlich in flacheren Gewässern, so in Gräben, Torfstichen und Teichen, seltener in Seen und dort auch meist an flacheren Stellen. Im nördlichen und mittleren Mitteleuropa ist sie meist zerstreut, stellenweise aber auch selten und auf weite Strecken fehlend oder übersehen. Im Alpengebiet noch sehr zerstreut vorkommend, ist sie für das ganze Mittelmeergebiet sehr zweifelhaft, jedoch wird sie für Spanien, Italien, Sizilien und die nördliche Balkanhalbinsel angegeben. Im nördlichen Europa kommt sie vom südlichen Schweden und Dänemark bezw. westlichen Russland bis nach Irland und Frankreich vor; neuerdings wurde sie auch in Ungarn beobachtet. Vereinzelte Fundorte sind aus Vorderasien bis zum Altai und aus Nordafrika bekannt.

Ökologisch bietet *P. trichoides* einiges Interesse, weil er gewisse Anklänge an die folgende Gruppe der Gattung zeigt; Sauvageau hat ihn (137) sehr eingehend untersucht. Die meisten Pflanzen besitzen eine fadenförmige Grundachse, die durch häufige Entwicklung der Reserveknospen meist sehr reich verzweigt erscheint, nicht selten aber kommen auch Pflanzen vor, die, aus einer Winterknospe entstanden, keine einzige Grundachse erkennen lassen. Aus dem unteren Teile des Stengels wachsen eine Anzahl oft stark gekrümmter Wurzeln hervor, die den Stengel im Schlamme verankern, sonst bemerkt man keine unterirdischen Teile, auch wenn der Stengel bereits reichlich Blüten und Früchte gebildet hat. Ich habe nicht ermitteln können, ob bei dieser und der vorigen, vielleicht auch noch bei andern Arten, aus Winterknospen hervorgehende Pflanzen nicht etwa stets rhizomlos sind. Jedenfalls scheinen die Fälle, in denen aus hergeschwemmten Winterknospen die grundachsenlosen Pflanzen hervorgegangen sind, die dann ihrerseits im nächsten Herbst nur die mit dem Wasser weiterwandernden Winterknospen und Früchte entwickeln, eine Erklärung für die öfter bestätigte Beobachtung zu bieten, dass die Art an manchen Fundorten sehr unbeständig ist, öfter auch nur vereinzelt auftritt. An vielen Standorten ist die Pflanze dagegen dauernd und mit stets reich entwickeltem Grundachsensystem zu finden.

Der Stengel ist meist nur 3—5 dm lang und fadenförmig; er besitzt zumeist nur 2—5 cm, selten in etwas bewegtem Wasser oder an schattigen Stellen bis 1 dm lange Stengelglieder. Je nach der Entfernung der Blätter voneinander ist auch die Verzweigung eine dichtere oder weitläufigere. In den Achseln der Blätter der Laubtriebe, die meist 2—5, selten bis 10 cm von einander getrennt sind, finden sich nicht selten Büschel von verkürzten Zweigen (Blattbüschel).

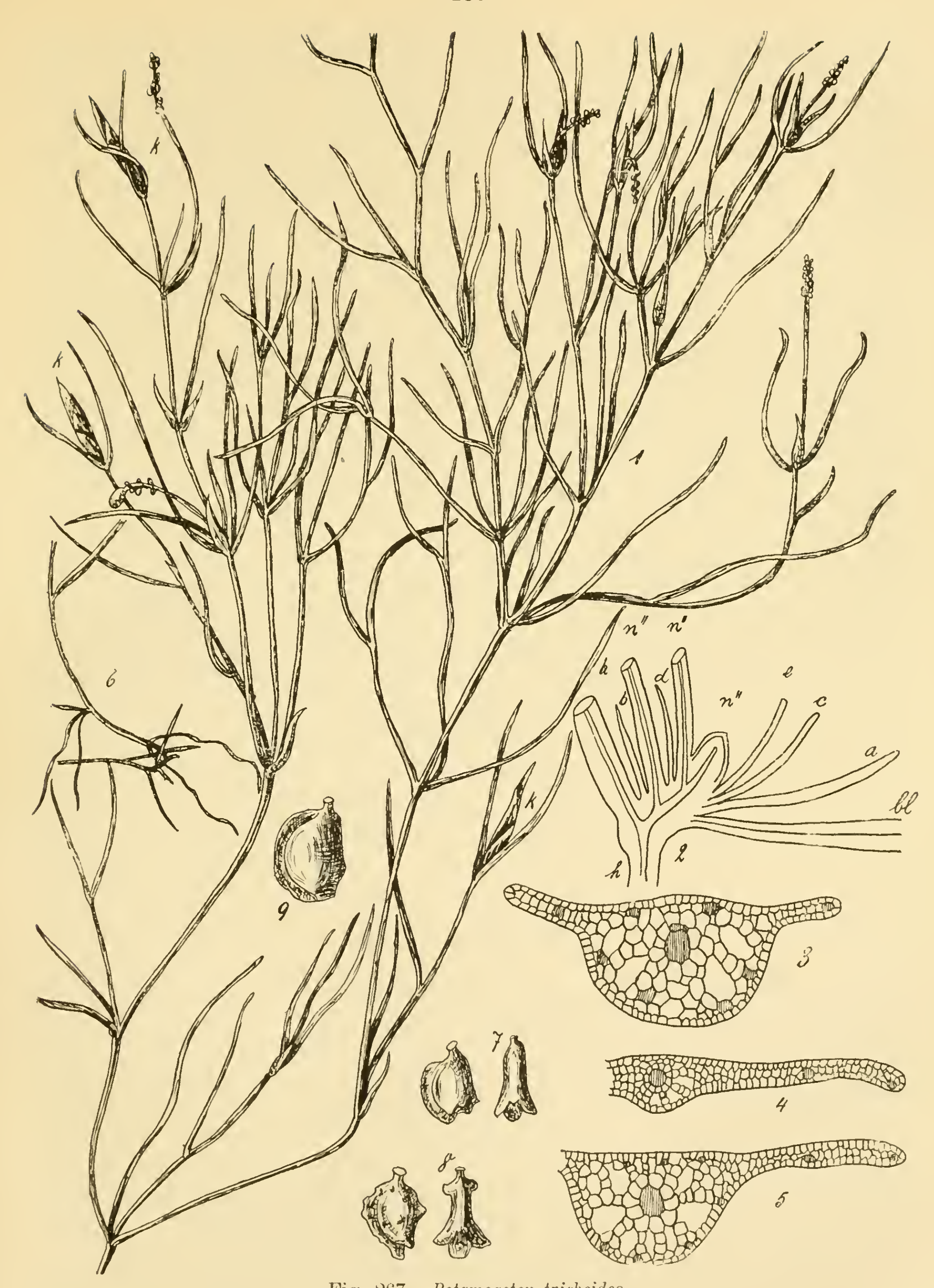


Fig. 267. *Potamogeton trichoides.*
1 Habitusbild mit Blattbüscheln und bei k mit Winterknospen. 2 Morphologie der Büscheltriebe; h Haupttrieb; bl Laubblatt, in dessen Achsel der Kurztrieb steht; n″ (rechts) Achse des Kurztriebes; a–e rudimentäre Blätter daran; n′ und n″ Triebe in den Achseln von b und d. 3–5 Blattquerschnitte; 3 der Mitte eines Winterknospenblattes, 5 der Mitte und 4 der oberen Hälfte eines gewöhnlichen Laubblattes; 80 : 1. 6 Austreibende Winterknospe. 7–9 Früchtchen; 7 der var. tuberculosus (Rchb.), 8 der var. condylocarpus (Tausch). (1 nach Reichenbach und Sauvageau verändert, 2 nach Gay, 3–6 nach Sauvageau, 7–9 nach Reichenbach.)

Sie kommen dadurch zu stande, dass in diesen Blattachseln eine Knospe zur Entwicklung gelangt, deren Internodien sehr verkürzt bleiben und deren Blätter alle nur kleine, sich umfassende Niederblätter darstellen. Diese etwa zu 4—8 vorhandenen Niederblätter stehen streng zweizeilig, von ihnen kommen nur in den Achseln der der Hauptachse zugewendeten Blätter Knospen zur Entwicklung, die ihrerseits wieder in Laubtriebe auswachsen können, so dass also 2—4 dicht aneinander gedrängte Sprosse zur Entwicklung gelangen, von denen meist die unteren die geförderten sind (Fig. 267$_2$).

Die Überwinterung wie die ausgiebigste Vermehrung dieser nach Sauvageau (137, S. 52) bereits Ende Juli an allen oberirdischen Teilen absterbenden Pflanze geschieht durch die reichliche Ausbildung der Winterknospen. Diese entstehen an sämtlichen Spitzen der Laubtriebe, soweit sie nicht Blütenstände tragen, und sind in der Gestalt denen von *P. pusillus* ähnlich (Fig. 267 bei k). An ihrem Grunde sind 2—3 Laubblätter fast quirlig zusammengedrängt, die sich durch ihre Gestalt wesentlich von den übrigen Laubblättern unterscheiden: sie sind schmäler, auch etwas kürzer und haben am Grunde einen fast halbkreisrunden Querschnitt, ähnlich einer Kiefernnadel, ohne jede Spur einer seitlichen Spreite (137, S. 57). Die grossen Nebenblätter umhüllen die Knospen ganz fest. Die Zeit der Entstehung der Knospen ist eine sehr frühe; Sauvageau fand schon im Mai einige völlig ausgebildet, zahlreich waren sie bereits im Juni und hielten sich so unverändert bis zur Mitte des Juli. Um diese Zeit erwies sich die Pflanze als ganz ausserordentlich brüchig, Zweigstücke mit Knospen oder Früchten lösten sich leicht ab und trieben davon. Von den unbeschädigten Teilen lösten sich in der zweiten Hälfte des Juli die Knospen los und sanken, da sie spezifisch etwas schwerer sind als Wasser, alsbald zu Boden. Sowie jedoch auch nur ein Internodium an den Knospen hängen blieb, stiegen sie zur Wasserfläche empor und schwammen fort, bis der Stengelteil sich auch löste oder verfaulte. Die Keimung geht in der Weise vor sich, dass die in der Knospe eingeschlossenen Stengelglieder sich strecken und aus ihren Knoten Wurzeln entspringen, die das ganze Gebilde verankern. Bereits im Februar beobachtete Sauvageau gekeimte und bis über 1 dm verlängerte Sprosse; auch im Laboratorium ging die Keimung nicht früher vor sich, viele keimten erst im März oder April. Die untersten 2—3 Blätter zeigten keinerlei Verlängerung, sondern blieben so klein, wie sie in der Knospe waren; die folgenden Blätter hatten oft schon die normale Grösse der späteren Laubblätter. Die Verankerung geschieht lediglich durch die paarweise aus den unteren Knoten hervorbrechenden Wurzeln, die aber nur soweit zur Entwicklung kommen, als der Stengel im unteren Teile bleich ist. Hier besitzt der Stengel auch einen sehr abweichenden anatomischen Bau: mit dem Verschwinden des Kranzes grosser Luftkammern, von denen nur verhältnismässig grosse Interzellularräume übrig bleiben, verschwinden auch die subepidermalen Bastbündel völlig; die Rindenparenchymzellen werden sehr gross; die sonst stark verdickte Endodermis wird grosszellig und dünnwandig, die Siebröhrengruppen sind im unteren Teile ebenso wenig differenziert wie die Xylemteile, der Xylemgang ist ganz klein geworden.

Selten findet man an der Spitze der Zweige mehrere, meist 4—6 fast büschelig gestellte Blätter, die auch eine verdickte Achse besitzen und sich im Sommer loslösen, um ähnlich wie die abgetrennten Blattwirtel von *Ceratophyllum* fortzuschwimmen und zur Verbreitung der Art beizutragen.

Die Blätter sind sehr schmal und 2—3, seltener bis 5 cm lang, meist erscheinen sie fadenförmig und allmählich in die Spitze zugespitzt. Unter gewöhnlicher Lupenvergrösserung lässt sich nur ein einzelner Nerv unterscheiden, deshalb werden der Art auch fast allgemein einnervige Blätter zugeschrieben; wie aber Raunkiär gezeigt hat, sind die seitlichen Längsnerven nur stark dem

Mittelnerven genähert, nur der oberste Teil des Blattes bleibt tatsächlich einnervig. Quernerven sind nicht vorhanden. Die schmale Blattfläche zu beiden Seiten des Mittelnerven ist entweder flach ausgebreitet, oder mehr oder weniger abwärts gekrümmt oder gerollt, dadurch erscheint das Blatt oft borstlich. Die verhältnismässig grössere Starrheit der Blätter gegenüber denen der verwandten Arten ist schon bei Berührung wahrzunehmen, sie hat ihren Grund in der starken Ausbildung der Mittelrippe, die einen grossen Teil der Blattspreite einnimmt. In der Nähe der Spitze zeigen die Blätter stets eine deutliche Fläche; der Mittelnerv springt hier verhältnismässig sehr wenig vor, er weist nur drei kleine Luftgänge auf. In der Mitte des Blattes nimmt der halbkreisförmig vorspringende Mittelnerv aber fast $^1/_3$ der ganzen Blattbreite ein, er ist dort von einem Halbkreis von grossen Luftkanälen umgeben; am Blattgrunde nimmt er schliesslich den bei weitem grössten Teil der Blattbreite ein (Fig. 267 $_{3-5}$). Bei den den Winterknospen voraufgehenden Blättern fehlt, wie bemerkt, die Blattspreite völlig. Wie im Stengel, so sind auch an den verdickten Blattteilen subepidermale Bastbündel vorhanden. Die Blattanatomie weist danach gewisse Anklänge an die der *Coleophylli* auf. — Die Nebenblätter sind sehr hinfällig, meist braun gefärbt und spitz, sie werden bis 7 mm lang.

Die Ährenstiele sind fadenförmig, bis 5 cm lang und tragen die armblütigen, meist nur aus 4—8 Blüten bestehenden lockeren Ähren. Die Blüten alternieren nach Hegelmaier (78. S. 284) miteinander. In jeder Blüte ist meist nur 1 (selten 2) Pistill vorhanden und es bildet sich deshalb meist auch nur ein Früchtchen in jeder Blüte aus. Die Früchtchen (Fig. 267 $_{7\ u.\ 8}$) sind etwa 2 mm lang, fast halbkreisrund, am oberen Ende der unten mit einem Vorsprunge versehenen, sonst fast geradlinigen Bauchkante steht ein kurzes, gerades Spitzchen. Der Höcker ist bei einigen Formen sehr verschieden stark ausgebildet, die meisten Pflanzen besitzen jederseits über dem Früchtchengrunde einen ziemlich grossen Höcker, dann erscheint auch der Kiel höckerig gezähnt (var. *condylocarpus* Tausch), seltener ist der Höcker klein und der Kiel alsdann fast ganzrandig (var. *liocarpus* Aschers.) Die Ausbildung von Früchtchen ist nach Sauvageau sehr wechselnd, denn während sie in manchen Jahren sich in grosser Zahl vorfinden, suchte er sie in anderen fast ganz vergeblich. In diesen Jahren war dann die Ausbildung der Brutknospen besonders reichlich.

4. Sektion. *Coleophylli* Koch.

Die beiden hierher gehörigen Arten *P. pectinatus* und *P. filiformis* besitzen als gemeinsame Merkmale an den sämtlich untergetauchten Blättern die nahe an dem oberen Ende der ziemlich langen, grünen, den Stengel scheidenförmig umgebenden Nebenblätter (Stipulae adnatae Glück, vgl. oben S. 415) abgehende Blattfläche. Die Blätter sind stets schmal-linealisch, parallelrandig mit deutlichen Quernerven. Der Stengel ist rundlich zusammengedrückt, meist sehr ästig. Von den aus den Achseln der oberen, den Blütenständen vorhergehenden, genäherten Laubblätter entstehenden Trieben ist der unterste der gefördertere. Mechanische Bündel finden sich bei beiden Arten in der Rinde nur im Innern des Gewebes (vgl. Schenck 144, Fig. 49), subepidermale fehlen ganz. An den Ähren bleiben die obersten Blüten meist unentwickelt (149).

19. Potamogeton pectinatus L.

Er ist fast über die ganze Erde in Gewässern verschiedenster Art sehr verbreitet und gesellig, bildet oft grosse Bestände, sowohl in stehendem als stark

fliessendem und strömendem Wasser, und ist sehr wenig empfindlich gegen fremde Beimischungen, deshalb nach Schorler (a. a. O.) eine der am meisten zur Selbstreinigung der durch Abwässer verunreinigten Flüsse beitragenden Pflanzen. Auch in Brackwasser und in den wenig salzigen Buchten der Ostsee (z. B. im Putziger Wieck) wächst er in grosser Menge. In den Alpen steigt die Pflanze bis etwa 1600 m auf und geht in Norwegen bis etwas über den Polarkreis (Vesteraalen, jenseits der Lofoten, etwa unter dem 69.°) hinaus. Charakteristische Begleitpflanzen dieser Art lassen sich kaum angeben, da sie eben so ausserordentlich wechselnd in ihrem Vorkommen und wenig wählerisch in Bezug auf ihren Standort ist. Am meisten liebt sie freies, d. h. offenes, nicht von andern kräftigen Pflanzen bewohntes Wasser, deshalb ist sie wohl am häufigsten mit *P. perfoliatus* vergesellschaftet; oft füllt sie ganze Gewässer allein aus bis zu der Zone, wo die Rohrgräser und die andern Ufergewächse sie ablösen. Da *P. pectinatus* in so grossen Mengen auftritt, dass er vollständige Bänke bildet, können grosse Massen von ihm geerntet werden, und er wird deshalb gern als Dünger für Äcker verwandt, wo er sich oft durch einen unangenehmen Geruch bemerkbar macht. Gleichfalls durch die grosse Menge ergiebig ist die Ernte der überwinternden, knollig verdickten Grundachsen, die in manchen Gegenden als Schweinefutter Verwendung finden (Fieber 50, S. 50). — Zeitweiliges Austrocknen des Wassers verträgt die Art sehr gut, wenn der Grad der Trockenheit kein zu hoher ist, der ganze Boden ist dann oft von den niedergefallenen Stengeln und Blättern so dicht bedeckt, dass die ganze Masse eine dichte Schicht echten, abhebbaren Meteorpapiers bildet. Ebenso trägt *P. pectinatus* sehr wesentlich zum Verschlämmen von Teichen und Seen bei.

Die Anatomie der Wurzel (Fig. 268_5) weist, wie viele andere Organe dieser Art, sehr bedeutende Vereinfachungen auf. Von Gefässen ist nur das eine axile erhalten, es zeigt an der Wandung zarte Spiralverdickungen. Fünf Siebröhren sind vorhanden und seitlich durch 2—4 Pericambiumzellen getrennt. Das Verbindungsgewebe schiebt sich in Form eines nur einschichtigen Mantels zwischen das axile Gefäss und den Siebröhren-Pericambium-Mantel (Schenck 144, S. 61, Fig. 80; Sauvageau 134).

Die Grundachse kriecht ziemlich flach, meist nur etwa 2—2,5 cm tief im Schlamm oder Sand und ist von sehr verschiedener Stärke, meist nicht über 1,5, selten bis 3 mm dick. Von der der meisten *Potamogeton* ist sie dadurch verschieden, dass das erste Stengelglied verkürzt ist, mehrmals kürzer als das zweite. Der erste Stengelknoten trägt denn auch keine Wurzeln; erst am zweiten entspringt ein Kranz solcher. Die Länge einer Sprossgeneration der Grundachse ist sehr verschieden, sie schwankt meist zwischen 2 und 8 cm. Alle drei der Grundachse angehörigen Niederblätter stellen kleine, sehr dünnhäutige, daher hinfällige Schuppenblätter dar. Die Fortsetzungsknospe der Grundachse in der Achsel des zweiten Niederblattes entwickelt sich zumeist ausserordentlich schnell, die Reserveknospe in der Achsel des dritten Blattes folgt der Hauptknospe meist sehr bald, sie bleibt nur selten längere Zeit oder gar dauernd im Ruhezustande. Durch das schnelle Auswachsen der Grundachsenknospen wird die starke vegetative Vermehrung der Art am Grunde der Gewässer erklärlich.

Der aufstrebende, sich zum Laubspross verwandelnde Trieb trägt am Grunde zunächst eine wechselnde Anzahl scheidenartiger Niederblätter, meist 4—6. Diese Scheiden sind 2—4 cm lang und hüllen den Stengel ein. Am Grunde des unteren Scheidenblattes entspringt ein Kranz von Wurzeln; öfter geschieht dies auch aus den zu den übrigen gehörigen Knoten, meist aber sind die Wurzeln hier verkümmert, indessen im Rindenparenchym deutlich nachweisbar. Oberhalb der Scheiden folgen Laubblätter, die zumeist alle durch deutliche Stengelglieder getrennt sind. Hin und wieder sind zwei Blätter einander genähert, das Stengel-

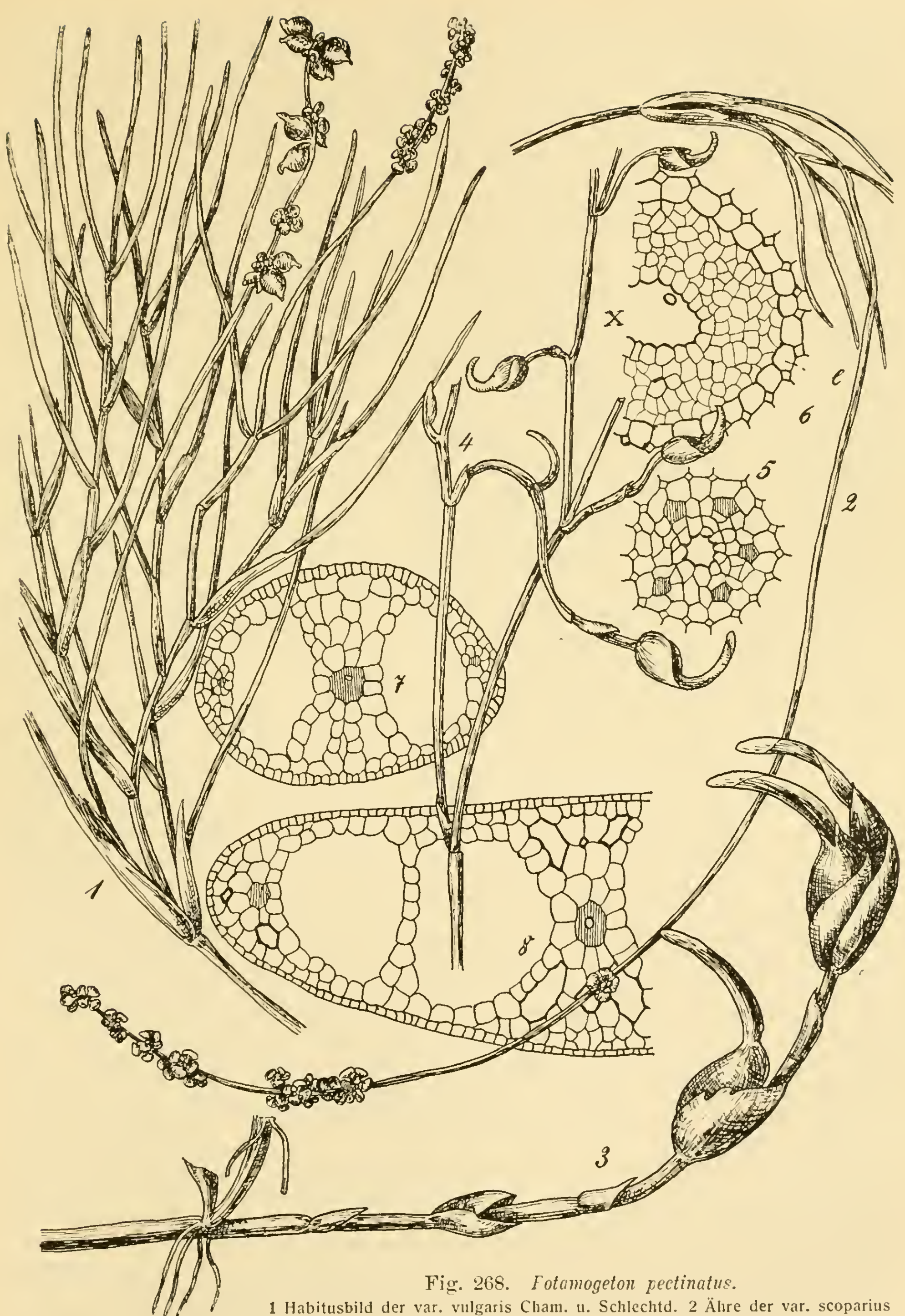


Fig. 268. *Fotamogeton pectinatus.*

1 Habitusbild der var. vulgaris Cham. u. Schlechtd. 2 Ähre der var. scoparius Wallr. 3 Winterknollen an der Grundachse. 4 Ebensolche an oberirdischen Trieben. 5 Zentralzylinder der Wurzel, 470 : 1; 1 zentrales Gefäss, die Siebröhren schraffiert. 6 Zentralzylinder des Stengels, 290 : 1; x Xylemgang, vollkommen konzentrischer Bau, Phloëmteil breit; e Endodermis, diese an den Stengelknoten stärker verdickt. 7 Querschnitt durch das Blatt der gewöhnlichen (92 : 1), 8 einer breitblättrigen Form, 80 : 1. (1, 2 nach Reichenbach, 3, 4 nach Irmisch, 5–8 nach Schenck.)

glied zwischen ihnen verkürzt; dies tritt besonders ein, wenn der Spross in flachem Wasser oder aus irgend einem andern Grunde mehr oder weniger wagrecht wächst. Aus beiden Blattachseln gehen nun entweder der Grundachse gleich gestaltete, sich abwärts richtende und in den Boden einwachsende Sprosse hervor, oder es bildet sich nur ein solcher Spross aus der unteren Achsel und die Knospe in der oberen kommt gar nicht zur Entwicklung oder wächst zum Laubtriebe aus. Im übrigen zeigt auch der Stengel eine überaus reiche Verzweigung, aus der Achsel fast jedes Laubblattes entsteht oft irgend ein Spross, dadurch verweben sich die zarten, langen Triebe im Wachsen derartig, dass es oft selbst kleinen Fischen schwer wird, sich zwischen ihnen hindurch zu arbeiten. Mitunter kann der bis etwa 1 mm dicke, auf einer Seite meist deutlich abgeflachte Stengel bis fast 3 m lang werden, es können sich namentlich in fliessenden und tiefen Gewässern die sonst 1,5—4 cm langen Stengelglieder bis über 1 dm verlängern. Die Angabe Gays, dass sich auch hier wie bei *P. trichoides* büschelig beblätterte Kurztriebe finden, ist irrtümlich.

Im anatomischen Bau ist der Stengel von den vorausgehenden Arten namentlich dadurch abweichend, dass sein Zentralzylinder einen völlig kreisrunden Querschnitt aufweist, der eine vollkommen konzentrische Anordnung der Elemente bedingt (Schenck 144, S. 43, Fig. 42 a, b). Im Rindenparenchym befinden sich 4—5 Kreise von Luftkanälen, zwischen denen nach Schenck (144, Fig. 49 a, b) sowohl zartwandige Phloëmbündelchen als auch Bastfaserbündel mit einigen zartwandigen Phloëm-Elementen verlaufen. Die Endodermis ist bei verschiedenen Formen der Art sehr verschieden stark verdickt. Schenck fand grosse Formen mit dünnen oder mässig U-förmig verdickten Zellen, während er meist, wie auch Raunkiär, sie sehr stark verdickt beobachtete. Innerhalb dieser Endodermis liegt eine breite Ringzone von zartem Phloëm mit Siebröhren und Geleitzellen, wie bei den höchstentwickelten Strängen anderer Arten der Gattung. Im Innern des Ganzen liegt ein grosser Xylemgang, der lysigen durch Resorption der ursprünglich angelegten Gefässe entstanden ist; ihn umgibt eine Schicht von zartwandigem Holzparenchym, welches nicht scharf gegen das Parenchym des Phloëms abgegrenzt ist. Schenck vergleicht diese Struktur mit der von *Aldrovandia* und *Ceratophyllum* und schliesst daraus wohl mit Recht, dass das Phloëm auch bei starker Reduktion seine Gestalt und seine Funktionen bewahrt, dass es aber für das Xylem zum mindesten zweifelhaft bleibt, ob es überhaupt noch wesentlich für die Leitung von Wasser und Salzen in Betracht kommt (Fig. 268 6).

Die Überwinterung geschieht bei dieser Art in sehr eigentümlicher Weise. Gegen Ende des Sommers stellt die Pflanze die Produktion oberirdischer Triebe aus den Grundachsen ein; nach der normalen Ausbildung der drei unterirdischen Stengelglieder verkümmert der (normalerweise zum Laubsprosse auswachsende) Haupttrieb mehr oder weniger vollkommen und stirbt dann ab, wie zumeist auch die den Reservespross liefernde Knospe. Die Grundachse wächst indessen aus der Achsel des zweiten Niederblattes kräftig weiter und erzeugt zunächst zwei normale, nur wenig verdickte Stengelglieder, an denen die Niederblätter etwas lockerer sitzen, als an den übrigen Grundachsen. Das dritte Stengelglied schwillt nun dick knollig an, ebenso das vierte. Das untere, an der Knolle stehende Niederblatt wird meist bald gespalten, das folgende sitzt quer, meist schief um die Knolle herum und umfasst nach Art einer Zwiebelhülle deren obere Hälfte ebenso wie ihre sich halsartig verengernde Spitze (Fig. 268 3, 4). Es trägt keine Knospe in seiner Achsel. Oberhalb des halsartigen Teiles sitzt wieder ein scheidenartiges Niederblatt, welches die Fortsetzungsknospe umgibt, in der im ausgebildeten Stadium schon die Anlagen für weitere (meist 2) Niederblätter und folgende Laubblätter fürs nächste Jahr sich vorfinden. Die letztgenannten Nieder-

blätter sind ziemlich derb, abweichend von den im Sommer erzeugten bestehen sie aus etwa fünf Schichten stärkeführenden Parenchyms. Selbst in der Achsel dieser Blätter sind Achselschüppchen vorhanden und zwar regelmässig zwei. Die Achsel des dem unteren knolligen Stengelgliede voraufgehenden Blattes trägt eine Knospe, die meist sehr bald zum Austreiben gelangt und morphologisch der Hauptfortsetzungsknospe der Grundachse entspricht. Beim Austreiben bleibt die daraus entstehende Achse ein Stück mit der Abstammungsachse, also mit dem untersten knolligen Stengelgliede verbunden, so dass sie erst scheinbar über der Mitte oder am oberen Ende desselben entspringt. Der Gefässbündelverlauf lässt aber den Ursprung auch später leicht erkennen. Der neue Spross erzeugt gleichfalls meist zunächst zwei dünne oder ziemlich wenig verdickte Stengelglieder, die aber erheblich verkürzt sind, wodurch die beiden Knollen einander oft sehr genähert erscheinen. Das zweite der beiden Stengelglieder ist auch mitunter schon auf die doppelte Dicke des unteren angeschwollen. Je kürzer sie sind, desto weniger biegsam erscheinen sie, so dass sie leicht abbrechen. Das die Knolle von der Mitte an nach oben umgebende Niederblatt trägt, wie bemerkt, normalerweise keine Knospe in der Achsel, an diesen metamorphosierten Grundachsen kommt also ein der Reserveknospe der sommerlichen Grundachsen entsprechendes Gebilde nicht zur Entwicklung. Irmisch fand eine solche Knospe nur an schwächlichen, also nicht normal ausgebildeten Knollen und an den letzten Knollen eines Verbandes (vgl. auch 1; 8, S. 32; 137, S. 140).

Solche der Überwinterung dienende Knollen fand Irmisch (88, S. 29) bis zu 4 aneinander hängend, er vermutet, dass noch mehr Generationen vorkommen, ich beobachtete aber auch niemals mehr als 3; ihre Form schwankt von eiförmiger bis zu elliptischer oder zylindrischer Gestalt. Diese Veränderlichkeit scheint von der Tiefe des Wassers und von der Bodenart abhängig zu sein.

Knollige Anschwellungen, wie die beschriebenen, kommen nun nicht nur an den Grundachsen vor, sondern jeder lebensfähige, auch oberirdische Trieb ist im stande, knollige Überwinterungssprosse zu erzeugen, die allerdings erheblich kleiner sind (meist nur erbsengross), als die im Boden steckenden. Die Knollen zeigen entweder genau dieselbe Entstehung wie die unterirdischen, so dass nämlich direkt aus dem Stengel entspringend nach zwei oft fadenförmigen, gestreckten Stengelgliedern sich eine oder meist zwei Knollen ausbilden (Fig. 268$_4$), oder aus dem Stengel entsteht ein oft sehr verschiedenartig gebauter (vom normalen Laubspross bis zum Knollenspross zeigen sich alle Übergänge) Seitenspross, der an seinem Grunde oder etwas höher gerückt (je nachdem die untersten Internodien ganz kurz oder gestreckt sind) den knollentragenden Trieb erzeugt. Solche Verzweigungen ganz am Grunde eines Seitensprosses kommen bei *P. pectinatus* nicht selten vor, und man findet mitunter ganze Verbände davon hintereinander (auch wenn es nicht oder erst spät zur Knollenbildung daran kommt). Irmisch bildet (88, Taf. III, Fig. 29) ein kurzes, aus vier solchen Seitensprossen zusammengesetztes, völlig schraubelartiges Gebilde ab. Auch an den Überwinterungsprossen selbst finden sich bei dieser Art alle Übergänge zwischen typischer Ausbildung der an dünnen, fadenförmigen Stengelgliedern hängenden dicken Knollen (Fig. 268$_4$) und fast von Beginn an verdickten zylindrischen Stengelgliedern, die sich nur unwesentlich von der im allgemeinen Teil besprochenen Vermehrungsform unterscheiden. Die am Laubstengel entstehenden knollentragenden Achsen wachsen nach Hochreutiner (84, S. 199) deutlich abwärts, zeigen also positiven Geotropismus.

Ausser den Knollen sterben während des Winters bei den meisten Formen wohl alle oberirdischen Teile ab, mit Ausnahme vielleicht (nach Irmisch) derjenigen Teile der Laubtriebe, die die kleineren Knollen tragen, die derber (oder auch dicker, vgl. oben) gebaut sind als die übrigen und, auf den Boden gelangt,

zu wurzeln vermögen. Die breitblättrigen, namentlich die nicht oder wenig blühenden Formen bleiben oft ganz grün. In der Hauptsache aber geschieht die Überwinterung und somit das Ausdauern der Pflanze überhaupt durch die Knollen. Auch die an den Laubtrieben entstandenen sinken unter und bleiben am Grunde des Gewässers, das oft wie gepflastert dicht mit ihnen bedeckt ist, liegen. Im Frühjahr, teils früher, teils später, beginnt sich die an der zylindrischen, halsartigen Spitze des Knolle sitzende Knospe zu strecken, und oft treten am Grunde des an der Spitze der Knolle sitzenden Niederblattes einige Wurzeln hervor. Über diesem Blatte verlängern sich jetzt die Stengelglieder und an den Knoten erscheinen Wurzeln. Die weitere Entwicklung geht einigermassen verschieden vor sich: aus den Achseln der beiden unteren Blätter (über der Knolle) entsteht meist kein Trieb, während die Knospen in den Achseln der folgenden Blätter austreiben und zwar entweder zu Laubtrieben, die seitlich die ersten kriechenden Grundachsen erzeugen, oder direkt zu kriechenden Grundachsen. Die Zeit der Entstehung der Knollen scheint sehr verschieden zu sein. Sauvageau gibt an, dass er im September mehrerer Jahre vergeblich nach den unterirdischen Grundachsenkollen gesucht habe; ich habe einmal bereits Anfang August angeschwollene Grundachsen beobachtet.

Anatomisch weichen die Knollen von den normalen Rhizomen sehr erheblich ab. Der Zentralzylinder ist stark reduziert und sehr wenig differenziert. Weder Xylem- noch Phloëmteile zeigen eine normale Ausbildung, die sonst auch in der Grundachse U-förmig verdickten Endodermiszellen sind ganz dünn. Das sehr stark entwickelte Rindenparenchym besteht aus oft auffällig radial gestreckten Zellen (vgl. Sauvageau 137, Fig. 30, 31), die reichlich mit Stärke gefüllt sind. Die Stärkekörner sind von sehr verschiedenartiger und oft unregelmässiger Gestalt, grösser als die von *P. natans* und *P. lucens*, aber kleiner als die in den Winterknospen von *P. crispus* (Irmisch 88, S. 35). Ausser den nach aussen zu kleineren Interzellularräumen sind die Knollen auch noch von feinen Luftkanälen durchzogen. Eine sehr auffällige Erscheinung wird durch Irmisch's Untersuchungen über das spezifische Gewicht der Knollen von *P. pectinatus* aufgeklärt. Während, wie bemerkt, die an den Laubtrieben entstandenen kleinen Knollen den Boden der Gewässer bedecken, also spezifisch schwerer als das Wasser sein müssen, fällt es auf, dass selbst im Winter die unterirdischen grossen Knollen, sobald man die darauf liegende Erd- oder Schlammdecke entfernt, an die Wasseroberfläche emporsteigen, also spezifisch leichter sind. Irmisch fand, dass fast alle unterirdischen Organe der *Potamogeton*-Arten leichter sind als das Wasser. — Der Geschmack der Knollen ist nussartig.

Die Blätter sind in der Länge und Breite sehr wechselnd, man findet sie oft von 2—15 cm (ja selbst bis zu 2 oder 3 dm) lang und bis zu 2,5 mm breit werdend; entweder sind sie oberwärts allmählich in eine fadenförmige Spitze verschmälert oder abgerundet stumpf. Fast stets sind deutlich drei Längsnerven vorhanden, von denen die seitlichen meist in der Nähe der Spitze, selten etwas tiefer bogig in den Mittelnerven verlaufen. Bei breitblättrigen Formen sind im unteren Teile des Blattes oft fünf Längsnerven sichtbar, die aber meist schon bald verlaufen. Der Querschnitt des Blattes ist sehr eigentümlich und erinnert mehr an die binsenförmigen Blätter, als an die vorhergehenden schmalblättrigen Arten, nur *P. trichoides* zeigt, wie oben erwähnt, Anklänge an diese Art. Bei den meisten Formen ist der Querschnitt eiförmig (Fig. 268$_7$). Die kleinzellige Epidermis ist nahezu ringsum nur mit einer Schicht grösserer Zellen tapeziert. Der Mittelnerv verläuft fast genau in der Mitte des Querschnittes und ist ober- und unterseits meist durch drei 1—2 Zellen starke Parenchymwände mit der Epidermis verbunden. Die seitlichen Partien werden von je einem grossen Luft-

gange eingenommen. Die Seitennerven sind meist nur durch eine Zellschicht von der Epidermis getrennt. Bei breitblättrigen Arten ist der Querschnitt viel flacher, die seitlichen Luftgänge vergrössern sich sehr in die Breite und sind öfter durch eine parenchymatische Zellreihe in zwei Teile geteilt (Fig. 268₈). Auch das Parenchym an den Seiten des Blattes vergrössert sich ebenso wie die seitlichen Nerven, die von deutlichen Luftgängen (meist 2—3) umgeben sind. Sowohl bei der schmal- als bei der breitblättrigen Form treten in den grossen Luftgängen von Strecke zu Strecke einschichtige, dünne Quersepten auf, wie sie ja allgemein bei Sumpf- und Wasserpflanzen vorhanden sind. Raunkiär bildet (S. 72, Fig. 35) noch den Querschnitt einer sehr breitblättrigen mehrnervigen Form ab, bei der seitlich die Luftgänge durch Einschiebung von einschichtigen Wänden in zahlreichere kleine Luftgänge zerlegt werden, zwischen denen die seitlichen Nerven verlaufen.

Die Veränderlichkeit der Blätter und, damit Hand in Hand gehend, auch der Stengel ist ganz ausserordentlich gross, und gerade wegen der grossen Plastizität der einzelnen Pflanzen unter den verschiedenen Vegetations- und Kulturbedingungen lässt es sich oft schwer feststellen, welche Form eine gewisse Selbständigkeit besitzt und welche lediglich durch die Standortsbedingungen veranlasst wurde. Eine höchst auffällige Pflanze des strömenden, mitunter etwas salzhaltigen Wassers ist var. *zosteraceus* Caspary. Diese Pflanze ist gross und kräftig, besitzt bis fast 3 mm breite, 3—5 nervige, derbe Blätter, deren untere eine stumpf abgerundete Spitze zeigen und deren scheidenförmige Stipula adnata sehr kräftig ausgebildet ist; sie ist wenigstens dreimal so breit als der Stengel, nicht deutlich von der Blattspreite gesondert und trägt oben ein derbes, meist etwas grünliches Blatthäutchen. In kleineren Flüssen, tieferen Gräben bildet diese Rasse oft grössere Bestände; ihre Ährenstiele sind häufig sehr verlängert, und mitunter entwickeln sich die fast kugeligen Früchtchen nur spärlich. Ich sah diese Form im Brackwasser der Kolberger Pferdewiesen mehrmals im Winter völlig grün bleibend. Ihr augenscheinlich verwandt sind var. *flabellatus* (Babingt.) und var. *juncifolius* (Kerner), wie auch var. *vaginatus* (Turcz.), die von den verschiedenen Autoren eine sehr verschiedenartige Beurteilung erfahren haben und von denen zum Teil nicht einmal ganz feststeht, welche Form die einzelnen Schriftsteller mit dem betreffenden Namen belegt haben. Während z. B. Raunkiär und andere ein grosses Gewicht auf die Stumpfheit der breiten Blätter und die meist vermehrte Zahl der Luftgänge im Innern des Blattes (durch weitergehende Teilung) legen, sah ich Pflanzen österreichischer Botaniker und sogar von Kerner selbst, die ganz zugespitzte Blätter besassen; Raunkiär möchte die Kerner'sche Pflanze in die Nähe des *P. filiformis* gestellt wissen. Ich kann mich nicht entschliessen, diese so polymorphe Gruppe noch in weitere „Arten“ zu zerspalten; langjährige Beobachtungen derselben Pflanzen auch zu verschiedenen Jahreszeiten zeigen, dass die Zuspitzung und Konsistenz der Blätter ausserordentlich wechselnd ist. Sie alle scheinen als Formen fliessenden oder bewegten Wassers die Eigentümlichkeit zu haben, dass sie gelegentlich (ob immer?) mit grünen Laubsprossen den Winter überdauern. Für die var. *vaginatus*, die von unserer gewöhnlichen Form fliessender Gewässer (var. *interruptus* [Kitaibel]) namentlich durch die kleineren, rückenseits undeutlich gekielten Früchtchen und die an den unteren Blättern oft mehr oder weniger unvollkommenen Blattspreiten abweicht, wird diese Form des Ausdauerns mehrfach bestätigt. Das wintergrüne Ausdauern hängt entschieden mit der im fliessenden Wasser so häufig verringerten Fruchtbildung zusammen. Bei hierher gehörigen Formen beobachtete ich mehrfach an den Enden der Laubtriebe im Spätsommer verdickte und verkürzte Triebenden (Fig. 268₁), die sich leicht loslösten und, in Behälter mit stehendem Wasser gebracht, wurzelten und einen neuen Laubspross hervorbrachten. In

gewisser Weise eine entgegengesetze Abänderung stellt die häufiger im Brackwasser, sowie in den Buchten der Ostsee vorkommende var. *scoparius* Wallr. dar, deren fadendünne, meist nicht über 1 mm breite Blätter bei gewöhnlicher Lupenvergrösserung einnervig erscheinen und an dicht gabelästigen Stengeln stehen. Die Ährenachsen sind oft ungeheuer verlängert.

Die Nebenblätter sind, wie oben bemerkt, als Stipulae adnatae (Glück) zum grössten Teile mit dem Blatte verbunden, erscheinen deshalb deutlich scheidenartig. Bei *P. pectinatus* sind sie bis zu 5 cm lang oder noch länger und deutlich krautig. Über die Stelle ihrer Trennung setzen sie sich als bis 1 cm lange Blatthäutchen fort und haben hier bei den verschiedenen Formen eine sehr wechselnde Konsistenz. Bald ist das meist stumpfe Blatthäutchen weisslich und zart, daher auch sehr hinfällig, oder es kann derb und grünlich werden, dann bleibt es öfter während der ganzen Lebensdauer des Blattes erhalten. Die scheidenartigen Stipulae sind bei dieser Art, abweichend von denen der folgenden, offen. Bei den meisten Formen (var. *vulgaris* Cham. u. Schlechtend.) liegen sie dem Stengel dicht an, nur bei den fast stets in fliessendem Wasser wachsenden, zu var. *interruptus* (vgl. unten) gehörigen Formen (var. *vaginatus* etc.) sind sie weit aufgeblasen.

Die bis 5 cm lange Ähre ist von einem lockeren Bau, oder die in zweigliedrigen Wirteln stehenden Blüten sind sogar ziemlich weit auseinander gerückt; der meistens 4—6 cm lange Ährenstiel ist durch eine Verlängerung bis zu 25 cm und darüber befähigt, den Wasserspiegel zu erreichen und die Ähre über denselben zu erheben. Das Abblühen geschieht in einer solchen Weise, dass die aufgegangenen Blüten ungefähr am Wasserspiegel stehen und die Ähren später allmählich untersinken, während sich die höheren Internodien des Blütenstandes strecken und dadurch die oberen Blütenwirtel, solange sie blühen, über Wasser halten. Die Blüten sind von einer weniger stark ausgeprägten Protogynie, so dass spontane Selbstbestäubung ermöglicht ist, und obgleich sie, wie die der übrigen Arten, anemogam sind, so kann doch hier die Bestäubung auch mit Hilfe des Wassers erfolgen, da der ausgestreute Pollen auf der Oberfläche des Wassers treibt, hierbei mit den Narben der am Wasserspiegel stehenden Blüten in Berührung kommt und an ihnen haften bleibt, wie Raunkiär beobachtete, der auch für diese Art die gelegentliche Bestäubung durch Wasserschnecken angibt (**154**). Die Veränderlichkeit der Gestalt der Ähre ist oft sehr gross; je nach den Wasserverhältnissen entwickelt dieselbe Pflanze kürzere oder längere Ährenstiele und auch die Ährenachse streckt sich verschieden lang. Die längsten Ährenstiele entstehen hauptsächlich nach plötzlich steigendem Wasserstande. Sehr interessant ist häufig die Blütenstandsentwicklung bei den in fliessendem oder bewegtem Seewasser auftretenden Formen, namentlich also var. *zosteraceus* und var. *scoparius*. Besonders letztere habe ich häufiger in der Ostsee beobachtet. Die ganze Ährenachse ist sehr gestreckt und stark hin und her gebogen; die einzelnen Blüten rücken weit auseinander. Gerade bei diesen Formen habe ich eine Reihe von Fällen konstatieren können, wo ein Auftauchen der Blüten über der Wasseroberfläche ganz unmöglich erschien. Die langen, mechanisch sehr schwachen Ähren waren überhaupt nicht im stande, sich hoch zu halten; dabei befanden sich alle Blüten in etwa gleichem Entwicklungsstadium. Vielfach waren die Ähren auch gar nicht aufwärts gekrümmt, sondern vor dem Blühen in das Blattgewirre herabgezogen. Im Putziger Wieck beobachtete ich einen Bestand, dessen Blütenstände selbst bei völliger Geradestreckung des Stengels weit von der Wasserfläche entfernt blieben; an einer andern Stelle wurden die ganzen Pflanzen durch das ausströmende Wasser des Rhedaflusses an seiner Mündung dauernd niedergehalten. Dabei waren zahlreiche Früchtchen ausgebildet. Ich öffnete ein Anzahl dieser untergetauchten Blüten und fand, dass die noch

lockeren, knospenartig zusammengelegten Staubblattanhängsel eine Luftblase umschlossen. Ob in dieser Luftblase (kleistogam) die Übertragung des Pollens vor sich geht, oder ob er im Wasser verbreitet wurde, habe ich nicht festzustellen vermocht. Ob alle Formen der Art zur Befruchtung unter Wasser befähigt sind, möchte ich bezweifeln, denn vielfach findet man, wie bemerkt, in stärker strömendem Wasser die kräftigen, nicht oder wenig blühenden Formen.

Der Schutz des Blütenstandes wird besorgt durch zwei nahezu gegenständige Stipulae adnatae, welche abweichen von den Stipeln gewöhnlicher Laubblätter. Sie sind breiter, kürzer, besitzen eine verkürzte Ligula; desgleichen pflegt auch die zugehörige Ligula in der Richtung der Längsachse verkürzt zu sein. Dadurch, dass die freien Ränder der Stipel übereinandergreifen, kommt eine sackartige Hülle zu stande, welche den Blütenstand einschliesst. (66.)

Die Fruchtform ist gleichfalls einigermassen veränderlich, bei den meisten Pflanzen sind die gelbbraunen Früchtchen etwa 4 mm lang, schief-breit-eiförmig, fast halbkreisrund, selten bis fast kugelig (var. *zosteraceus*). An der Spitze tragen sie ein kurzes, das obere Ende der geradlinigen oder schwach konvexen Bauchkante bildendes Spitzchen. Meist sind die Früchtchen am Rücken gekielt, selten undeutlich oder gar nicht gekielt. Das letztere ist der Fall bei der der var. *scoparius* nahestehenden var. *drupaceus* Koch, welche schief-breiteiförmige, von einem kurzen breiten Spitzchen gekrönte Früchtchen besitzt. Die var. *vaginatus* (vgl. oben) hat kleinere, nur 3 mm lange, undeutlich gekielte Früchtchen. Anatomisch sind die Früchtchen nach Hegelmaier (78, S. 316) dadurch ausgezeichnet, dass neben porös verdickten Zellen sich auch solche mit Ring- und Spiralleisten, besonders im Rücken, finden.

20. Potamogeton filiformis Pers.

Diese Art steht der vorigen sehr nahe und ist von ihr mit Sicherheit oft nur an der Grösse und Gestalt der Früchte zu unterscheiden. In ihrem Vorkommen bevorzugt sie Seen mit sandigem oder steinigem Grunde, selten findet sie sich in Bächen und bei uns nur ganz ausnahmsweise im Brackwasser, dagegen in Skandinavien oft in dem schwachsalzigen Wasser der Meeresbuchten. Ihre Verbreitung ist sehr eigentümlich, da sie im mittleren Europa nur im norddeutschen Flachlande östlich der Elbe und im Alpengebiete häufiger vorkommt; im übrigen Gebiete ist sie entweder nur sehr selten oder die Angaben sind unsicher. Ausserhalb Mitteleuropas ist *P. filiformis* fast nur im nördlichen Teile des Erdteils vom nördlichen Russland bis nach Island durch ganz Skandinavien, die Faer-Ör, Schottland und Irland verbreitet, im mittleren Russland ist er nur aus dem westlichen Teile bekannt. Ausserdem ist die Art in allen übrigen vier Erdteilen beobachtet worden.

Der Laubstengel ist meist viel kürzer als bei voriger Art, er erreicht seltener eine Länge, die 3 dm erheblich überschreitet; er ist meist nur am Grunde dicht gabelästig, oberwärts gewöhnlich erheblich weniger verzweigt. Durch die reiche Verzweigung der Grundachse und der unteren Teile der Stengel bildet die Pflanze am Grunde der Gewässer meist dichte, ziemlich kurzrasige Wiesen, die sie oft schon von weitem kenntlich machen. Anatomisch stimmt der Stengel im wesentlichen mit *P. pectinatus* überein, nur sind die Gewebe-Elemente oft noch mehr reduziert; so findet sich beispielsweise im Rindenparenchym oft nur ein einziges Rindenbündel vor.

Die Überwinterung, die namentlich von Raunkiär (154, S. 82) eingehend untersucht wurde, ist gleichfalls der von *P. pectinatus* sehr ähnlich. Die Grundachse schwillt im Herbst genau wie bei dieser Art nach zwei dünnen Stengel-

gliedern an und kann mehrere Generationen Knollen hintereinander tragen (Fig. 269_3). Nur in der Grösse der Knollen ist ein erheblicher Unterschied, sie erreichen hier meist nur die Grösse der kräftigsten, bei *P. pectinatus* an den Laubtrieben stehenden Knollen. Häufig (ob immer?) bleibt die Mehrzahl der Laubtriebe während des Winters grün.

Die Blätter sind sehr schmal, meist fadenförmig und erscheinen unter gewöhnlicher Lupenvergrösserung einnervig. Wie jedoch schon Raunkiär nachweist, verlaufen jederseits längs der Ränder zwei feine Längsnerven, die erst unmittelbar unter der Spitze sich mit dem Mittelnerven vereinigen (Fig. 269_2). Die Blattspitze ist verhältnismässig plötzlich zugerundet, und Raunkiär betrachtet dies als ein sehr wichtiges Merkmal des Unterschiedes von den ähnlichen Formen des *P. pectinatus.* Eine bisher nur in Skandinavien beobachtete Form hat bis 1 mm breite Blätter und dazu einen in allen Teilen kräftigeren Stengel (var. *alpinus* Blytt). — Als einzige Art der Gattung hat *P. filiformis* nach Glück (66) eine geschlossene Stipula adnata (vgl. S. 415), die den Grund der Blattspreite überragenden freien Nebenblattenden sind zart und hinfällig, meist nur kurz, seltener bis 7 mm lang.

Die Ährenstiele sind verlängert, meist 5—7 cm lang, und erheben die Ähre meist hoch über die dichte Blattmasse. Die Ährenachse ist gestreckt, so dass die einzelnen Blüten durch oft grosse Zwischenräume getrennt sind. Die Bestäubungsverhältnisse dürften mit denen der vorigen Art übereinstimmen. Die grünlichen Früchtchen sind kaum halb so gross als bei *P. pectinatus*, nur etwa 2 mm lang, nur bei der oben genannten var. *alpinus* sind sie etwas grösser, schiefoval und auf dem Rücken abgerundet, fast über der Mitte tragen sie ein sehr kurzes Spitzchen.

Fig. 269. *Potamogeton filiformis.*
1 Habitusbild mit Blüten und Früchten. 2 Blattnervatur. 3 Knollige Grundachse im Winter.
(1, 2 nach Reichenbach und Natur, 3 nach Raunkiär.)

5. Sektion. ***Enantiophylli*** Koch.

21. Potamogeton densus L.

Diese Art ist einer unserer merkwürdigsten einheimischen *Potamogeten*, der namentlich durch die auch unterhalb der blütenbildenden Region des Stengels fast genau gegenständigen Blätter ausgezeichnet ist. Er ist im Gebiete wohl nirgends häufig und an ursprünglichen Standorten fast ausschliesslich an seichte,

fliessende Gewässer mit klarem Wasser gebunden, findet sich daher vorzugsweise in Quellgräben und Bächen. Im westlichen und südlichen Europa ist er allgemein zerstreut, kommt noch in Dänemark, dem südlichsten Norwegen und südwestlichen Schweden vor, findet sich dann in weit vorgeschobenen Posten in West-, Ostpreussen und Posen, sowie vereinzelt in Ungarn und Siebenbürgen. Im Mittelmeergebiet ist er noch in Nordafrika, Kleinasien bis Südasien verbreitet. Die Angaben für Nordamerika sind dagegen irrtümlich. Neuerdings tritt die Pflanze hie und da im Gebiete allerdings meist vorübergehend auf, da sie gern von Fischzüchtern und Aquarienliebhabern wegen ihrer Eigenschaft, das Wasser klar zu halten, gezogen wird.

Den Keimling bildet Raunkiär (**154**, S. 95, Fig. 50) ab.

Die Wurzeln sind nach Hochreutiner (84, S. 92, Fig. 124) mitunter wie bei *Zannichellia* „windend" (vgl. S. 474, Fig. 263 1). Anatomisch stimmen sie nach Schenck (144, S. 61) in der Anordnung und Zahl der Elemente mit denen von *P. natans* überein, indessen bleiben alle Zellen dünnwandig. Die grossen Siebröhren treten deutlich mit ihren Geleitzellen hervor, die Gefässe indessen erfahren keine deutliche Differenzierung ihrer Wandung, auf den Längsschnitten sieht man nur Spuren von Verdickung, so dass die Gefässe als Gänge erscheinen. Die Resorption der Querwände tritt meist ein, ehe Verdickungen angelegt sind.

Die Grundachse ist trotz der abweichenden Blattstellungsverhältnisse der oberirdischen Teile ganz der der übrigen *Potamogeton* ähnlich gebaut. Sie zeigt eine verhältnismässig sehr reiche Verzweigung und an einzelnen Pflanzen finden sich bis 7 oder 8 zusammenhängende Sprossgenerationen. Die Grundachse ist auffallend dünn (nur etwas über 1 mm dick) und sehr reichlich mit Luftkanälen durchzogen, sie ist nicht stärker als die grünen Stengel und zeigt auch im Herbst keine bemerkliche Anschwellung. Der unterirdische, wagerechte Teil jeder Sprossgeneration besitzt in der Mitte ein kleines schuppenförmiges Niederblatt, welches keinen Mittelnerven erkennen lässt; an der Stelle, an der der Spross sich zur Erzeugung des Laubtriebes in die Höhe richtet, sitzen zwei fast gegenständige Niederblätter, von denen das untere, noch sehr kleine, an dem aber ein deutlicher Mittelnerv sichtbar ist, in seiner Achsel den Fortsetzungsspross der Grundachse, den Anfang der neuen Generation trägt, das andere bedeutend grösser ist und bereits durch deutliche Zähnung des oberen Teils des Blattrandes einen Übergang zu den Laubblättern darstellt. In der Achsel dieses Blattes entspringt der Reservespross, der gerade bei dieser Art auffällig schnell und kräftig heranwächst und so zur starken vegetativen Vermehrung beiträgt. Diese starke Vermehrung der schnell aufeinander folgenden Sprossgenerationen ist der Grund, dass die Pflanze in sehr kurzer Zeit kleinere Gewässer vollständig auszufüllen vermag (90).

Der bis 3 dm lange und 2 mm dicke, rundliche, mehr oder weniger ästige, oben gabelästige Stengel trägt, wie bereits bemerkt, in seinem ganzen Verlaufe scheinbar gegenständig je 2 sehr genäherte Blätter. Nur selten beobachtet man 3 genähert, nach Irmisch zumeist an den dem Blütenstande unmittelbar vorausgehenden Blättern; sie stehen dann genau so nahe übereinander, wie sonst zwei, ohne dass dadurch die Alternation eine Unterbrechung erleidet; das unterste Blatt des nächsten Paares steht also den untersten der vorhergehenden opponiert.

Eine ökologisch wichtige Abweichung im Sprossbau erwähnt Irmisch (90, S. 135), nämlich die eigenartige Gruppierung der Knospen in den Achseln der Laubblätter, die zeigt, dass die äusserlich ziemlich gleich gestalteten Blätter ökologisch nicht gleichwertig sind. Es finden sich nämlich lange nicht (wie bei den übrigen Arten) in allen Blattachseln Knospen, sondern nach einem Blattpaare, von dem ein Blatt eine Knospe trug, folgen zumeist 5—6 Paare ohne

Knospen, ehe wieder eine Knospe auftritt. Dadurch wird der dicht beblätterte Stengel in Sprossgenerationen, die nicht mit der Zahl der Blattpaare übereinstimmen, zerlegt, die bei der vegetativen Vermehrung jede für sich eine Rolle spielen können. Zumeist sitzt die Knospe in der Achsel des untersten Blattes des betreffenden Paares, seltener in dem oberen oder gar in beiden. Kommen diese Knospen normal (d. h. ohne Abgliederung des Stengelteiles) zur Entwicklung, so erzeugen sie Laubtriebe, die sehr häufig mit einem Blütenstande abschliessen, die aber auch nicht völlig den entsprechenden anderer Arten gleich gebaut sind.



Fig. 270. *Potamogeton densus.*
1 Trieb der var. rigidus Opiz; 2 der var. serratus (L.); 3 der var. setaceus (L.); 4 Stengelquerschnitt. (1—3 nach Reichenbach, 4 nach Raunkiär.

Zwar findet sich bei einem Teile derselben auch, wie es normal ist, in der Achsel des dritten Blattes eine Knospe, bei einem andern Teile ist aber hier keine Knospe vorhanden, diese Triebe vermögen also bei etwaiger Abtrennung des Sprosses nicht zur vegetativen Fortpflanzung, zur Erzeugung einer Grundachsengeneration zu dienen.

Schliesst ein Spross mit einem Blütenstande ab, was meist nach 16—30 oder mehr Blattpaaren geschieht, so finden sich in beiden Blättern des letzten Blattpaares Knospen und zwar solche, die nicht lange im Knospenzustande zu verharren brauchen. Die oberste Knospe (abweichend von dem übrigen Laubtriebe) ist die bei weitem kräftigste und kommt ziemlich bald zum Austreiben. Aus

beiden entstehen zunächst Laubtriebe, die mit einem Niederblatte beginnen und dann Laubblattpaare tragen. Von diesen trägt das unterste Blatt des untersten Paares stets eine Knospe. Nach einigen Blattpaaren kann der Trieb wieder mit einem Blütenstande abschliessen, kann aber auch Laubtrieb bleiben.

Aus den Stengelknoten, die von Knospen begleitete Laubblätter tragen, können fast durchweg Seitenwurzeln entspringen, namentlich wenn der Spross abgetrennt worden ist, nicht selten aber brechen die Wurzeln auch am unverletzten Stengel, mitunter sogar dicht unter den Blütenständen vereinzelt hervor, öfter sind sie im Parenchym der Rinde sichtbar.

Anatomisch zeichnet sich der Stengel ebenso wie die Wurzel durch die Dünnwandigkeit aller Elemente aus; auch die Endodermiszellen sind nicht oder kaum verdickt. Die seitlichen Bündel sind von dem mittleren nur schwer zu trennen; durch Vergleich der Anordnung mit den anderen, besser differenzierten Arten lässt sich eine der Lage nach dem Grundgewebe entsprechende Zellschicht bemerken, trotzdem ihre Zellen sich in nichts von dem Parenchym des Xylem- oder Phloëmteiles unterscheiden; nur auf dem Längsschnitt sind die Grundgewebezellen deutlicher erkennbar dadurch, dass sie kürzer sind als die übrigen Parenchymzellen und gerade Querwände besitzen. In der Ährenachse sind im Zentralzylinder die einzelnen Elemente ähnlich differenziert, wie z. B. bei *P. lucens* im Stengel (144, S. 43, Fig. 39).

Über die Überwinterung dieser Art sind sehr verschiedenartige Angaben verbreitet, in einigen Floren findet man sogar die Ansicht vertreten, dass sie als einzige Art der Gattung einjährig sei, und auch Sauvageau (137) gibt an, dass sie sich im mittleren Frankreich wie eine einjährige Pflanze verhalte; auch Irmisch sagt nichts über das Überwintern. Die Meinung, *P. densus* sei einjährig, ist dadurch hervorgerufen, dass an den Standorten, an denen er im Vorjahre in Menge vorkam, oft irgend welche überwinternden Teile nicht beobachtet wurden, und dass andererseits in Fischzuchtanstalten, botanischen Gärten u. s. w. aus ausgesäten Samen ganze Bestände in überraschend kurzer Zeit erwuchsen. Ich habe *P. densus* seit einer Reihe von Jahren in den botanischen Gärten von Berlin und Dahlem eingehend beobachtet und dabei folgende Überwinterungsformen gesehen: In einigen Fällen war die Pflanze, die im Herbst noch fröhlich grünte, unter der Bretterdecke im Frühjahr völlig abgestorben; lebende Grundachsen konnten trotz eifrigen Suchens nicht gefunden werden, trotzdem im Herbst das ganze Bassin damit durchzogen war. Sehr bald entwickelten sich aber zahlreiche Keimlinge und die Pflanze bot während des Sommers, das ganze Wasser erfüllend, denselben Anblick dar, wie im Jahre zuvor. In einem Falle waren die Keimlinge unter den schützenden Brettern zu früh entstanden und beim Aufdecken bereits so lang und schlaff, dass sie beim ersten Sonnenstrahl vergingen. In jenem Jahre fand sich die Pflanze nur in wenigen, ganz schwachen Exemplaren vor. In den meisten Jahren jedoch, namentlich wenn Wasser über der Pflanze stehen blieb, dauerte sie deutlich und reichlich aus. An der Grundachse verharrte sowohl die Hauptknospe als die Fortsetzungsknospe in mehr oder weniger fortgeschrittenem Knospenzustande, der jedoch nicht so ausgeprägt war, wie der der Reserveknospen, von denen zahlreiche als im Schlamm steckende lanzettliche Gebilde überwinterten, um im Frühjahr sofort ein lebhaftes Wachstum zu beginnen. Unter günstigen Verhältnissen bleibt sogar das Laub der jüngeren Laubtriebe erhalten. Im letzten Winter (1905/06) waren die Pflanzen Anfang Februar noch vollständig grün. Die längeren Laubtriebe, die teilweise Blüten getragen hatten, legten sich zum Teil zu Boden und aus den mit Knospen versehenen Blattachseln entwickelten sich den Reservesprossknospen ganz ähnliche Gebilde, die in vereinzelten Fällen im Dezember bereits zu fast 1 cm langen Sprossen ausgekeimt waren. Im Frühjahr bildeten

sich aus diesen Knospen Triebe, die den aus abgebrochenen Sprossgliedern von *P. crispus* (vgl. S. 464. Fig. 260, 5) entstehenden so ähnlich sind, dass sie hier nicht abgebildet zu werden brauchen.

Die Blätter sind in der Knospenlage gerollt. und zwar umschliesst das untere jedes Paares das obere fast vollkommen; eine Faltung längs des Mittelnerven findet nicht statt. Die Länge ist wie die ganze Gestalt ausserordentlich wechselnd. An der zumeist in Gräben und Seen vorkommenden var. *rigidus* Opiz. die in der Tracht manchen Formen des *P. perfoliatus* etwas ähnlich wird, sind die Blätter breit-eiförmig und zugespitzt, von 5—7 Nerven durchzogen (Fig. 270. 1), später sind sie meist rinnig zusammengefaltet und dann bogig zurückgekrümmt. Gerade bei dieser Form ist auch das stets vorhandene Mittelstreifnetz am deutlichsten sichtbar; die Spitze zeigt keine Stachelspitze. wohl aber eine deutliche Zähnelung. Die grossen und entfernten. unregelmässigen Quernerven fallen bei dieser wie bei den andern Abänderungen gleich auf. — Unter den Formen mit schmäleren, dreinervigen, lanzettlichen Blättern, deren Seitenränder fast parallel verlaufen (var. *laxifolius* Gren. u. Godr.), wie wir sie in fliessenden Gewässern beobachten, lassen sich zwei Abarten unterscheiden, und zwar stellt die var. *serratus* (L.) mit flachen oder nur wenig rinnigen. geraden Blättern (Fig. 270, 2), deren Paare durch die verlängerten Stengelglieder etwas entfernt stehen. bei uns die häufigste Form dar: sie wächst namentlich in rascher fliessenden Flüssen, Bächen und Mühlgräben. Die zweite Abart, var. *setaceus* (L.), die selten und nur in stark fliessendem, klarem Wasser zu treffen ist, besitzt lineal-lanzettliche. nicht über 3 mm breite Blätter (Fig. 270, 3).

Die Anatomie der Blätter zeichnet sich, wie auch die der übrigen Organe. durch ausserordentliche Feinheit aus. Das Blattparenchym zwischen den Nerven besteht aus drei Schichten sehr zartwandiger Zellen, von denen nur die obere Epidermis etwas grosslumiger ist; auch die Epidermiszellwände und die Cuticula sind ganz ausserordentlich dünn. Die Zellen der Mittelschicht schliessen nicht vollständig an die Epidermiszellen an, sondern lassen an ihren Ecken feine, aber den ganzen Blattkörper durchziehende Intercellulargänge frei. Die dicken Blattrippen werden von Leitbündeln durchzogen, welche mit denen des Stengels bezüglich der Ausbildung der einzelnen Elemente (vergleiche oben) übereinstimmen. Nach oben und unten legen sich einige mechanische Fasern an die Leitbündel, in den Seitenbündeln meist nur eine einzige. in den Mittelrippen jedoch bis 8; diese Fasern bilden sich indessen nicht immer auf beiden Seiten aus. Die Dicke der Blattrippen wird verursacht (wie bei den grossblättrigen Arten der Gattung) durch die starke Entwicklung des von grossen Luftkanälen durchzogenen Parenchyms in der Umgebung des Mittelnerven. Die Luftgänge grenzen direkt an die Epidermis. Die seitlichen Nerven werden jederseits nur von einem Luftgange begleitet (144, S. 24. Fig. 22).

Nebenblattgebilde treten bei *P. densus* fast gar nicht auf, nur die obersten, den Blütenständen vorangehenden Blätter lassen solche erkennen. Mitunter fehlen sie auch noch an den unteren, den Blütenständen vorausgehenden Blättern, an den oberen sind sie stets vorhanden. Die Nebenblätter sind in Gestalt von zwei dünnhäutigen Öhrchen ausgebildet, die, auf der Oberseite des Blattes etwas über dem Grunde entspringend, oft ein Stückchen von der Mittelrippe entfernt bleiben. Sie sind lanzettlich bis länglich. von wechselnder Länge (je nach der Blattbreite). legen sich schützend über den jungen. unentwickelten Blütenstand und stehen zuletzt etwas seitlich ab. Nach Glück bieten sie deshalb besonders Interesse. weil sie in der Gattung die einzigen Stipulae laterales sind; die mitunter etwas der Blattspreite angewachsenen leiten nach ihm schon zur Stipula adnata über. Sie sind von sehr feinen rudimentären Bündeln durch-

zogen. — Die Squamulae intravaginales finden sich meist zu 2—4 in jeder Blattachsel, sind sehr klein und zart.

Die Ähren stehen auf meist 5—15 mm langen Stielen, die die Länge der Blätter nicht erreichen, sie bestehen zumeist aus zwei opponierten, nur selten bis zu sechs Blüten, die dann sehr locker gestellt sind. Die Blüten öffnen sich meist vom Juni bis August, aber auch bis zum Herbst, ja oft noch zu Beginn des Frostes findet man Blüten und Knospen. Sie befinden sich, wie die von *P. pectinatus*, immer dicht über der Wasseroberfläche und sind in derselben Weise protogynisch mit der Möglichkeit spontaner Selbstbestäubung, vorwiegend anemogam, aber auch hydrogam (154). Die blattartig verbreiterten Konnektive der Staubbeutel zeigen bei dieser Art einen abweichenden Bau, sie sind nahe über dem Grunde am breitesten, verschmälern sich zur Spitze und decken sich in der Knospenlage dachziegelartig. Die Pollenkörner sind länglich, eiförmig. Die Fruchtblätter sind stets in der Vierzahl vorhanden.

Die Früchtchen sind etwa 3 mm lang, rundlich, am Rücken sind sie scharf gekielt und an der Spitze besitzen sie ein bis fast 1 mm langes, hakenförmig gebogenes Spitzchen, mit dem sie leicht am Gefieder von Vögeln und an andern Gegenständen, beispielsweise schwimmenden Algenwatten, festhaften und so verschleppt werden. Ein Schwimmvermögen besitzen sie nach Ravn (155) nicht. Ein Keimdeckel ist bei dieser Art nicht vorhanden, die Steinschale ist sehr dünn, nur einschichtig und besitzt nur einen dorsalen und einen ventralen steinartig verdickten Längsstreifen (78, S. 317).

Neuerdings wird *P. densus* vielfach in Anstalten für künstliche Fischzucht etc. verwandt, durch seine dichte Verzweigung, mit der er oft das ganze Wasser erfüllt, dient er sehr zum Schutze der jungen Brut gegen Feinde, ausserdem soll er das Wasser stets klar erhalten.

Potamogeton-Bastarde.

Wie es bei einer fast rein windblütigen Gattung, von der oft mehrere Vertreter beisammen wachsen, zu erwarten steht, bilden sich bei *Potamogeton* nicht selten Bastarde. Es ist bereits oben bei der Besprechung von *P. fluitans* (S. 435) und *P. nitens* (S. 459) darauf hingewiesen worden, wie schwierig es mitunter ist, zu entscheiden, ob eine vorliegende Pflanze hybriden Ursprungs ist oder nicht. Solche Formen, wie die beiden erwähnten, mit eigenartigen, charakteristischen Standorten oder eigener geographischer Verbreitung und nur teilweise geschwächter Fruchtbarkeit, die jedenfalls eine Verbreitung durch Früchtchen zulässt, können, wenn sie sonst in ihren morphologischen und anatomischen Eigenschaften eine Zwischenstellung einnehmen, vielleicht ursprünglich als Bastarde entstanden sein, pflanzen sich jetzt aber mit einer sonst den Bastarden nicht eigentümlichen Beständigkeit der Form als Arten (geschlechtlich) fort und müssen deshalb als solche betrachtet werden, um sie möglichst von den aus den vermeintlichen Kombinationen neu entstehenden, primären Bastarden zu trennen, die zwar auch mitunter eine gewisse Konstanz, aber nur bei der Vermehrung auf vegetativem Wege, zeigen.

Zwischen entfernt stehenden Gruppen mit so eigenartigen morphologischen Merkmalen, wie sie *P. densus* und die *Coleophylli*-Arten *P. pectinatus* und *P. filiformis* von den übrigen *Potamogeton*-Arten (*Eupotamogeton* Raunk.) trennen, und den übrigen Gruppen sind keine Bastarde bekannt. *P. densus* hybridisiert gar nicht und von *P. pectinatus* ist nur ein Bastard mit *P. filiformis* (*P. suecicus* Richter) in Skandinavien beobachtet worden.

Zwischen den übrigen Gruppen sind nun mehr oder weniger zahlreiche hybride Zwischenformen bekannt, ihre Deutung und Zugehörigkeit ist aber nicht

in allen Fällen sicher. Mitunter ist die Anatomie der Stengel und Blattorgane mit gutem Erfolge verwandt, manchmal aber ihr auch viel zu viel Gewicht beigelegt worden. Ich habe (67) gezeigt, wie vielfach gerade bei monokotylen Wasser- und Sumpfpflanzen der anatomische Bau sich nach den Vegetationsbedingungen völlig ändern kann, und die Untersuchungen Schencks, Sauvageaus etc. haben für *Potamogeton* unzweifelhaft dargetan, dass mitunter schon in den verschiedenen Regionen des Stengels derselben Pflanze, häufiger aber bei Pflanzen verschiedener Standorte (vgl. oben z. B. *P. lucens*, *P. gramineus* u. a.) die als abweichende Typen verschiedener Gruppen angenommenen Querschnittsformen des Zentralzylinders vorkommen, dass im allgemeinen kräftiger Wuchs, der ja namentlich den Bastarden häufig zukommt, eine Vermehrung der Gefässbündel veranlasst. Mit der Vermehrung ihrer Zahl geht immer die Tendenz Hand in Hand, sie im Zentralzylinder mehr in der Nähe der Endodermis einzeln anzulagern und das Grundgewebe dazwischen zu vermehren. An schwächeren Formen tritt eine Verringerung der Zahl ein, die nicht selten zur Verschmelzung der an der Längsseite des Zentralzylinders lagernden Bündel in der Mitte und zu einer Vereinigung ihrer Xylemgänge führt (vgl. z. B. *P. gramineus*, S. 456, Fig. 257). Ebenso wenig oder noch weniger zuverlässig erweist sich die Art und Stärke der Verdickung der Endodermiszellen und die Ausbildung der mechanischen Elemente überhaupt, die beide nicht nur an Pflanzen verschiedener Standorte, sondern auch in den Stengelgliedern derselben Pflanze verschieden sein können. Ascherson und ich haben es aus diesen Gründen vorgezogen, mehr Gewicht auf die morphologischen Charaktere bei der Deutung der Bastarde von Wasserpflanzen zu legen.

Von den einzelnen Gruppen der Gattung, die Bastarde mit anderen bilden, sind am wenigsten die *Chloëphylli*, die schmalblätterigen Arten, beteiligt. Bei der nahen Verwandtschaft vieler der hierher gehörigen Arten untereinander und den oft schwierigen Unterscheidungsmerkmalen der einzelnen Arten ist es nicht zu verwundern, dass mit Sicherheit kein Bastard aus der Gruppe selbst bekannt ist, obwohl sicher eine Anzahl der schwer zu deutenden Formen hybriden Ursprungs sein dürfte. Dagegen sind drei Bastarde von *Chloëphylli*-Arten bekannt, bei denen *P. gramineus* und *P. crispus* beteiligt sind. Von diesen ist nur einer, *P. gramineus* × *mucronatus* (*P. lanceolatus* Sm.), sonst aus England und dem Mittelmeergebiete bekannt, auch aus Mitteleuropa (Lauenburg i. H.) angegeben. Die Pflanze erzeugt bis 5 cm lange und meist nicht über 4 mm breite, sitzende, linealische bis lineal-lanzettliche, allmählich nach dem Grunde verschmälerte, untergetauchte Blätter ohne Mittelstreifnetz und nur bis 3,5 cm lange, lanzettlich-eiförmige bis schmal-lanzettliche, fast häutige Schwimmblätter, die kurz gestielt oder sitzend sind, hält also in diesen Merkmalen zwischen den Eltern die Mitte. Aus Frankreich ist *P. gramineus* × *pusillus* (*P. rivularis* Gillot) und aus England *P. crispus* × *obtusifolius* (*P. Bennettii* Fryer) bekannt geworden.

Ausser an den letztgenannten ist der die Gruppe *Batrachoseris* repräsentierende *P. crispus* nur noch an Hybriden mit den beiden verwandten Arten *P. perfoliatus* und *P. praelongus* beteiligt, und zwar ist auffälligerweise der Bastard mit der bei uns sehr viel selteneren Art *P. praelongus* erheblich häufiger, muss sich also wohl leichter bilden. Die *P. crispus*-Bastarde verraten sich meist leicht durch den mehr oder weniger deutlich vierkantigen Stengel, der als Erbteil der Stammart auftritt. Baagoe und Raunkiär haben den Nachweis geliefert, dass die im nördlichen Deutschland stellenweise nicht seltene, auch in Dänemark und Russisch-Littauen vorkommende, als *P. undulatus* Wolfg. benannte Pflanze dieser Kombination entstammt. Sie ist, abgesehen von ihrer anatomischen Mittelstellung (**154**, S. 105, Fig. 52), ausgezeichnet durch die bis über 1 dm langen, in der Form an *P. praelongus* erinnernden, an der Spitze mitunter

etwas kappenförmig eingezogenen Blätter mit entfernten Quernerven. *P. perfoliatus* × *crispus* (*P. cymatodes* A. u. G.) ist verschieden durch die meist kürzeren, mit seicht herzförmigem Grunde sitzenden, eiförmig-lanzettlichen, an den Rändern klein gesägten und welligen, zugespitzten Blätter. Diese Pflanze hat die Eigentümlichkeit, dass sie Winterknospen erzeugt, die denen von *P. alpinus* und anderen ähnlich sind; aus der Achsel der (meist oberen) Laubblätter entstehen kurze Triebe, welche grundachsenartige Ausläufer treiben, die an der Spitze in eine aufgerichtete Winterknospe endigen. In Mitteleuropa (im Bodensee) wurde nur die in der Tracht dem *P. perfoliatus* näherstehende var. *Jacksoni* (F. A. Lees) mit flachen, am Rande entfernter gesägten, schwächer welligen Blättern beobachtet; die dem *P. crispus* ähnlichere var. *Cooperi* Fryer mit meist zusammengefalteten Blättern ist bisher nur aus England bekannt. — Bei allen diesen echten Hybriden schlagen die Früchtchen stets fehl.

Sehr zahlreich sind die Bastarde in der Gruppe *Heterophylli* und zwar sowohl zwischen nahe verwandten als zwischen unähnlichen Arten. Zwischen nahe verwandten Arten fand sich z. B. in Norddeutschland, Dänemark, England und Nordamerika *P. perfoliatus* × *praelongus* (*P. cognatus* A. u. G.) und neben wohl sicher nicht immer mit Unrecht als Bastarde angesprochenen Zwischenformen von *P. lucens* und *P. Zizii* auch Kreuzungen dieser Arten mit *P. gramineus* und *P. nitens*. Ausser dem Bastarde zwischen den beiden letztgenannten (*P. innominata* Tiselius aus Holstein, Skandinavien und England mit der durch sichelartig gekrümmte, untergetauchte Blätter ausgezeichneten var. *falcatus* [Fryer] in England): *P. lucens* × *gramineus* (*P. Heidenreichii* A. u. G.) mit mässig seitlich (nicht gabelig) verzweigten Stengeln und bis 15 cm langen, schmal-lanzettlichen, sitzenden oder in einen kurzen Stiel verschmälerten, oberseits glänzenden Blättern in Ostpreussen und Esthland, und *P. Zizii* × *gramineus* (*P. varians* Morong) in Schlesien, der Rheinprovinz, Skandinavien, England und Nordamerika, mit schmallinealischen unteren, lanzettlichen oberen, meist etwas glänzenden, untergetauchten und eiförmigen bis länglichen, öfter etwas spateligen, dünn lederartigen, schwimmenden Blättern. Diese Pflanze bietet deshalb Interesse, weil sie eigentümliche Landformen bildet. Sie vegetiert selbst noch an ziemlich trockenen, der Sonne voll ausgesetzten Orten und erzeugt hier kleine, etwa 3 cm lange, breit-eiförmige, fast sitzende, nicht sehr lederartige, denen von *P. coloratus* nicht unähnliche Blätter.[1]) (Vergl. *P. gramineus*.)

Von den Bastarden zwischen entfernter verwandten Arten seien zunächst die mit den Arten mit Schwimmblättern genannt: *P. natans* × *gramineus* (*P. Tiselii* Richter), welche in einer dem *P. natans* näher stehenden (var. *pernatans* A. u. G.) und einer dem *P. gramineus* näher stehenden (var. *pergramineus* A. u. G.) Form vorkommt, ist bisher nur aus England bekannt. Er ist dem *P. fluitans* in der Tracht ähnlich, aber durch die ungestielten unteren und die *P. natans* ähnlichen, am Grunde gefalteten schwimmenden Blätter verschieden. Ebenso nur aus England ist bekannt *P. natans* × *Zizii* (*P. crassifolius* Fryer) mit seiner *P. natans* ähnlichen Tracht, aber den an *P. Zizii* erinnernden untergetauchten Blättern. — Von *P. polygonifolius* sind zwei Bastarde bekannt, und zwar bereits seit lange der *P. spathulatus* Schrad. genannte *P. polygonifolius* × *alpinus*. Diese mehrfach in Deutschland und in Norwegen beobachtete Kreuzung ist öfter verschieden gedeutet worden; sie ähnelt dem *P. polygonifolius*, ist jedoch durch die freudig grünen, die (besonders unteren) lang keilförmig in ihren Stiel verschmälerten Blätter und die (wenn vorhanden) scharf gekielten Früchtchen leicht zu unterscheiden. Die einzelnen Formen stehen bald dem einen, bald dem andern der Eltern näher. — Die spatelförmigen

---

[1]) Vgl. Fryer, Journ. of Bot. Bd. 25, 1887, S. 308; Bd. 27, 1889, S. 33, t. 287.

allmählich in einen Stiel verschmälerten unteren, untergetauchten Blätter zeigen anscheinend fast stets sehr deutlich den Einfluss des *P. polygonifolius* an, wenigstens sind sie auch bei einer Pflanze vorhanden, die auf der ostfriesischen Insel Borkum zwischen *P. polygonifolius* und *P. gramineus* gesammelt wurde (*P. Seemenii* A. u. G.), die ganz augenscheinlich eine Kreuzung beider Arten darstellt. In der Tracht und Grösse dem *P. polygonifolius* ähnlich, an den auch die rötliche Färbung der Blätter erinnert, hat sie die Gestalt der oberen, untergetauchten Blätter von *P. gramineus*, im anatomischen Bau steht sie dem *P. gramineus* näher. Ein *P. coloratus* × *Zizii* (*P. Billupsii* Fryer) wurde bisher nur in England beobachtet. *P. alpinus* × *gramineus* (*P. gracilis* Wolfg.) ist in Deutschland, England, Skandinavien und Russland aufgefunden, er ist von sehr veränderlicher Tracht, die beim Trocknen meist rot werdenden Blätter sind als untergetauchte dem *P. alpinus* ähnlich, die oberen sind deutlich spatelförmig, die Schwimmblätter erinnern an *P. gramineus*, dem auch meist die Früchtchen ähnlich sind.

Von Bastarden der Arten mit Schwimmblättern und ohne solche sind bemerkenswert *P. alpinus* × *praelongus* (*P. Griffithii* Bennett), der in England aufgefunden wurde; er gleicht in der Tracht dem *P. praelongus*, die Gestalt der Blätter erinnert aber lebhaft an *P. alpinus*. *P. alpinus* × *lucens* (*P. lithuanicus* Gorski [*P. salicifolius* Wolfg. z. T.?]) im nördlichen Deutschland und in Littauen hat selten vereinzelte Schwimmblätter, die meisten sind untergetaucht, schmallanzettlich mit verschmälertem Grunde, sitzend, oberseits glänzend und beim Trocknen rot werdend. *P. perfoliatus* × *nitens* (*P. fallax* A. u. G.) ist ausser in Norddeutschland in Skandinavien und auf Island beobachtet, *P. praelongus* × *gramineus* (*P. Lundii* Richter) nur im südlichen Schweden. Beide besitzen keine Schwimmblätter. Wie bereits S. 435 bemerkt ist, habe ich die Angaben Raunkiärs, dass die durch Bastardierung entstandenen *P. fluitans*-Formen von den fruchttragenden nicht hybriden durch das Vorhandensein der Bastbündel in der Rinde unterschieden seien, an dem mir vorliegenden Material nicht bestätigt gefunden. Sehr reich fruchtende Pflanzen besassen zahlreiche Bastbündel.

Unter den Hybriden der Arten ohne Schwimmblätter nehmen zunächst wieder die Bastarde von *P. lucens* mit *P. perfoliatus* und *P. praelongus* einiges Interesse in Anspruch. Die in Deutschland, Russisch-Littauen, Schweden, Dänemark und England nicht gerade seltenen Zwischenformen zwischen *P. lucens* und einer Art der Gesamtart *P. perfoliatus* wurden früher als Bastarde des *P. perfoliatus* angesprochen und *P. decipiens* Nolte genannt; erst später stellte sich auch hier heraus, dass, wenn auch die *P. perfoliatus*-Bastarde über einen grösseren Teil der Erdoberfläche verbreitet sind (*P. affinis* Bennett auch in Frankreich, Sibirien und dem Himalaya gefunden), sie doch bei uns sehr spärlich auftreten und jedenfalls viel seltener sind als die des viel weniger verbreiteten *P. praelongus*. Die Einwirkung des *P. perfoliatus* ist bei den sonst sehr ähnlichen Pflanzen durch das Vorhandensein der feineren Zähne am Blattrande in mehr oder weniger grosser Zahl zu erkennen. *P. decipiens* (*P. praelongus* × *lucens*) ist deswegen beachtenswert, weil die Pflanze eine grosse Vermehrungsfähigkeit besitzt und einige der zum Teil sehr abweichend gestalteten Formen in einer bestimmten Gegend eine grosse Konstanz zeigen, also eine eigene geographische Verbreitung wie *P. fluitans* und *P. nitens* zu besitzen scheinen. Zunächst sind aber bei diesem Bastarde niemals entwickelte Früchtchen beobachtet worden, so dass also die Annahme, dass die betreffenden Formen lediglich durch vegetative Vermehrung verbreitet sind, gerechtfertigt erscheint. Unter den Formen fallen solche auf, deren Blätter höchstens dreimal so lang, und solche, deren Blätter mindestens vier (bis sieben-) mal so lang als breit sind. Von den ersteren ist die häufigste Form die mit eiförmigen bis lanzettlichen, stumpfen oder stumpf-

lichen Blättern; nur in der Umgebung von Berlin, in den Grunewaldseen, dort aber allgemein verbreitet, ist die durch dem *P. lucens* var. *acuminatus* ähnliche Zuspitzung der Blätter ausgezeichnete var. *berolinensis* A. u. G., von der ich häufig kleine und kleinste Bruchstücke, die leicht durch Vögel vertragen werden können, zu neuen Individuen auswachsen sah. Unter den langblätterigen Formen ist var. *upsaliensis* (Tisel.) aus Schweden durch seine dem *P. lucens* näher stehenden schlaffen, stumpf-zugespitzten oder spitzen Blätter, und var. *Babingtonii* (Benn.) durch seine *P. praelongus* ähnlichen, an der Spitze schwach kappenförmigen Blätter ausgezeichnet. Letzterer ist ausser in England auch in der Provinz Brandenburg beobachtet worden. Raunkiär hat *P. decipiens* anatomisch genau untersucht und in fast allen Teilen eine deutliche Mittelstellung zwischen *P. lucens* und *P. praelongus* gefunden.

2. Gattung. **Ruppia L.**

(Bearbeitet von P. Graebner).

22. Ruppia maritima L.

Die in der Tracht einem *Potamogeton* aus der Sektion *Coleophylli*, also etwa dem *P. pectinatus* ähnliche Art, ist in Salz- und Brackwasser über den grössten Teil der Erdoberfläche verbreitet. Selten findet sie sich im freien Meere, meist ist sie in Gräben und Tümpeln in der Nähe der Küsten oder in Lagunen, Buchten oder Altwässern der Meere verbreitet, dort an den Mündungen der Flüsse oft grosse submarine Wiesen bildend und jede andere Vegetation ausschliessend; viel seltener findet sie sich im Binnenlande, aber auch dort ist sie in der Nähe von Salinen, z. B. stellenweise in den Abflussgräben, häufig. Mitunter kann sie dort, selbst in grösseren Gewässern, in so grossen Massen auftreten, dass sie das betreffende Fliess (wie z. B. bei Artern) zum Aufstauen und Übertreten bringt, wenn sie nicht immer rechtzeitig entfernt wird. Durch dieses kräftige Wachstum kann infolge der Überschwemmung durch Salzwasser die ganze Umgebung in eine nur Salzvegetation tragende Wiese verändert werden. Blanchard kultivierte die Pflanze in Süsswasser, dort hielt sie sich unter lebhafter Blütenentwicklung vom Frühjahr bis zum Herbst.

Die Keimung ist sehr wesentlich von der der *Potamogeton*-Arten verschieden. Sie erfolgt meist frühzeitig, gewöhnlich schon in den nächsten Wochen nach der Reife. Das Knöspchen des Keimlings entwickelt sich etwas früher als die Wurzel; der obere, nicht ein seitlicher Teil der Fruchtschale wird als schmal lanzettlicher Deckel abgelöst (Fig. 271, 5) und zurückgedrängt. Aus der so geschaffenen Öffnung tritt der zunächst kurze fleischige Kotyledon und das Knöspchen etwas hervor (Fig. 271, 6), und während sich letzteres mit dem Kotyledon etwas in die Höhe streckt, wird am Grunde der Öffnung ein kleiner Wulst sichtbar, aus dem bald die Hauptwurzel hervorwächst. Das ganze Innere der Fruchtschale bleibt lange von einem parenchymatischen dicken Körper ausgefüllt, der ganz mit feinkörniger Stärke erfüllt ist. Das unterste Stengelglied des Knöspchens (das Hypokotyl) streckt sich zunächst etwas und es entsteht oben das erste häutige Blättchen, der Kotyledon. Dies Blättchen wendet seine Rückseite der wulstigen (öfter auch als Kotyledon angesehenen) Spitze des dicken Anhanges zu, ist vorn tief bis zum Grunde gespalten und umfasst das erste ihm opponierte Laubblatt. Die Wurzel wächst aus der eben bezeichneten Stelle zunächst aufwärts gegen das Hypokotyl, biegt dann hakenförmig um und wächst so in den Boden hinab, um dort bald lange Wurzelhaare zu treiben, die alsbald die Verankerung besorgen; sie bleibt unverzweigt und später stirbt sie frühzeitig ab, sobald der Stengel Seitenwurzeln gebildet hat. Am Grunde des häutigen

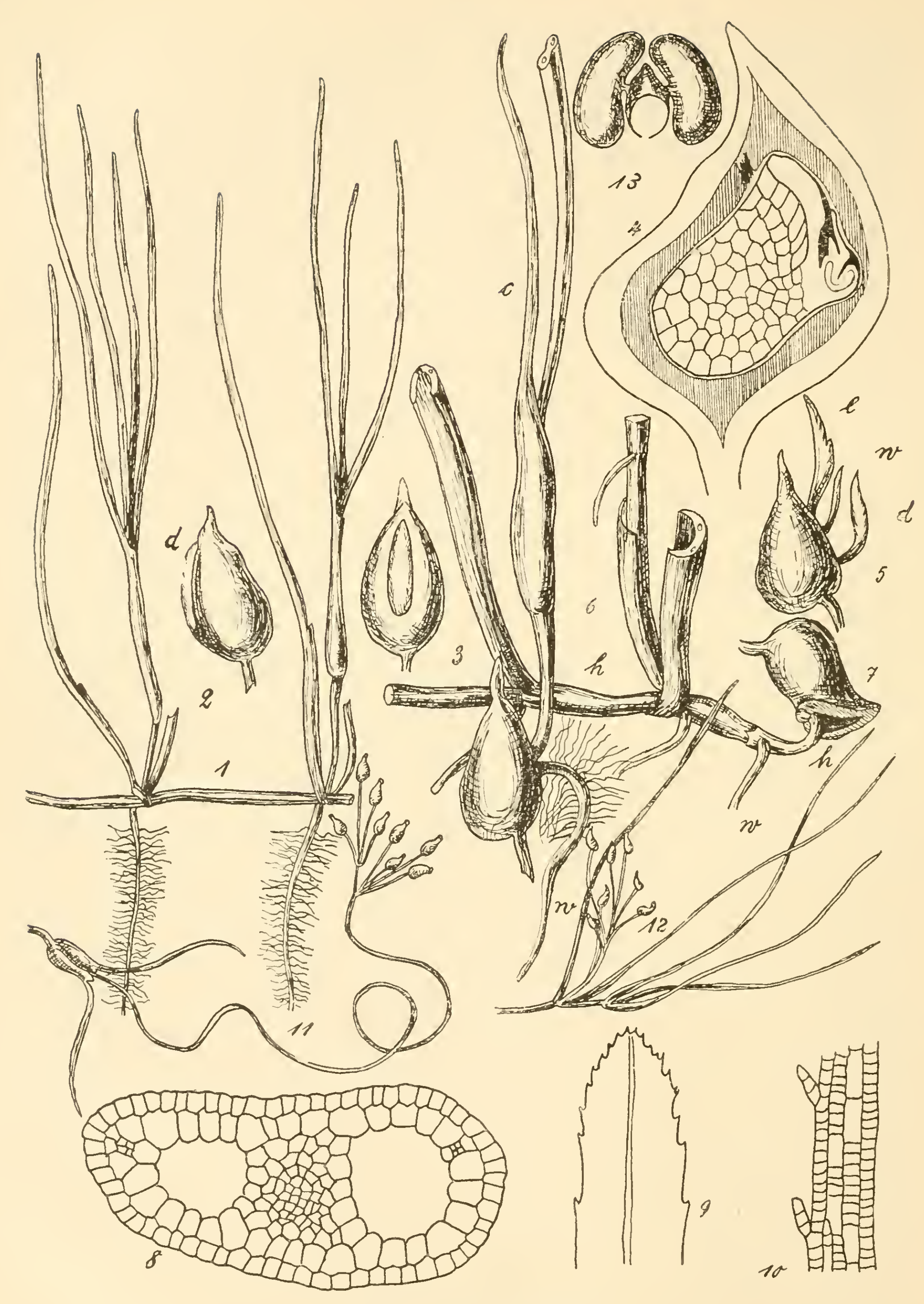


Fig. 271. *Ruppia maritima.*

1 Verzweigung einer kriechenden Achse (monopodial). 2, 3 Früchtchen, von der Seite und vom Rücken. 4 Längsschnitt desselben, zeigt die Lage des Keimlings (vergr.). 5—7 Keimungsstadien; d Keimdeckel; c Kotyledon; w Hauptwurzel; h hypokotyles Glied. 8 Blattquerschnitt. 9 Blattspitze. 10 Blattrand (8—10 vergr.). 11 Fruchtstand der Unterart R. spiralis L. 12 Fruchtstand der Unterart R. rostellata Koch. 13 Staubblatt. (1—7 nach Irmisch, 8—10 nach Raunkiär, 11—13 nach Reichenbach z. T. verändert).

Blattes (Kotyledon) schwillt der Stengel etwas zu einem Knoten an, und aus dieser Stelle bricht sehr früh die erste Seitenwurzel hervor. Das häutige Blattgebilde wäre beim Vergleich mit den Keimlingen eines *Potamogeton* dem dort als Kotyledon bezeichneten Organ entsprechend und ist deshalb auch hier so bezeichnet, während der ganze fleischige Inhalt des ausgekeimten Samens dem dicken fussartigen Gebilde der *Potamogeten* gleich wäre. Der Kotyledon und das erste Laubblatt ergrünen meist sehr bald. Bereits in der Achsel des Keimblatts sind Squamulae intravaginales vorhanden. Das Keimblatt verhält sich überhaupt einem Laubblatt sehr ähnlich, nur dass seine Spreite weniger entwickelt ist und eine mehr pfriemliche Gestalt besitzt. Der jetzt bereits verlängerte Stengel, an dessen unterem Ende die Fruchtschale noch lange haften bleibt, legt sich seitlich; die Internodien zwischen den neu erzeugten Blättern strecken sich und die Knoten treiben Wurzeln. In der Achsel des Kotyledon befindet sich keine entwickelte Knospe, aus den Achseln aller folgenden Laubblätter aber brechen beblätterte Laubtriebe (82) hervor, die wieder ihrerseits an jedem Knoten wurzeln können.

Der Stengel von *Ruppia* wächst normalerweise mit alternierenden Blättern weiter, bis er mit einem Blütenstande abschliesst; unterhalb desselben sind ebenso, wie bei *Potamogeton*, zwei Laubblätter sehr, bis fast gegenständig, genähert. Selbst die untersten Stengelglieder jedes Stengels sind entwickelt, wenn sie auch etwas kürzer sind. Die Verzweigung ist eine völlig traubige, so, dass, abweichend von *Potamogeton*, alle seitlichen Triebe sofort in Laubtriebe auswachsen, nur oben, nach der Anlage der ersten Blütenstände, wird sie mehr oder weniger sympodial dadurch, dass die kurzen endständigen Blütenstände und die schwächeren der aus der Achsel der genäherten oberen Blätter entstehenden Triebe von den kräftigen übergipfelt und mehr oder weniger zur Seite gedrängt werden. Legen sich die Stengel horizontal, so steht je ein Blatt rechts und links. Die auf dem Schlamme wagrecht hinkriechenden fadenförmigen Sprosse (Fig. 271, 1) vertreten die Stelle der Grundachse; aus jedem ihrer Knoten entspringt meist eine Nebenwurzel, die nicht genau in der Mediane, der Mitte des Stengels gegenüber, sondern etwas seitlich entsteht. Dadurch nun, dass sich der Stengel von Glied zu Glied etwas abwechselnd rechts und links dreht, kommt die Wurzel in eine senkrecht abwärts strebende Richtung, während die Blätter etwas nach der Oberseite gedrängt werden. Die Nebenwurzeln besitzen lange Haare, zu zweien stehen sie öfter gegen Ende des Sprosses, wenn er sich zur Blütenbildung anschickt und sich aufrichtet. Die Seitensprossen entstehen meist sehr bald hinter der Spitze des Haupttriebes und beginnen mit einem, den Rücken der Abstammungsachse zuwendenden, zarthäutigen, offenen Vorblatt ohne Knospe in der Achsel. Auf das Vorblatt folgt das erste Laubblatt, dessen Knoten bereits eine Knospe und eine Seitenwurzel trägt; legt sich der Seitenspross auf dem Schlamme nieder, so tut er es stets nach der Seite, an der die letzte Nebenwurzel des Sprosses steht, so dass also die aufeinander folgenden Seitensprossen abwechselnd rechts und links zu liegen kommen. In tieferem und namentlich fliessendem Wasser fluten diese Sprosse aber meist frei im Wasser und zeigen dann keine so regelmässige Anordnung; ist das Wasser aber, wie z. B. oft in der Umgebung von Salinen, flach, so wurzeln mitunter sämtliche Knoten, ja noch das untere, selten auch das obere der genäherten Blätter unterhalb des Blütenstandes besitzt eine Wurzel, so dass nur die kurze Blütenähre aufwärts gekrümmt ist. Die aus den obersten Blattachseln hervorgehenden Sprosse wurzeln dann meist auch bald wieder. Von den aus den Achseln der den Blütenständen vorausgehenden genäherten Blättern entspringenden Zweigen ist, wie bei *Potamogeton*, der obere der geförderte.

Zur Überwinterung sind anscheinend keine besonderen Organe vor-

handen; in dem nicht oder nur sehr schwer und wenig gefrierenden Salzwasser bleiben anscheinend alle jüngeren Sprosse grün. Die älteren flutenden Laubtriebe, deren junge Spitzen im strömenden Wasser nicht zu wurzeln vermochten, reissen oft später los und treiben abwärts, bis sie irgendwo am Ufer angeschwemmt wieder einwurzeln können; sie sorgen, wie die mitgeführten, leicht keimenden Früchtchen, für eine ausgiebige Vermehrung der Pflanze. Das Wachstum wird anscheinend noch weniger wie das Blühen durch den Frost unterbrochen; sofort bei der Erwärmung des Wassers beginnen die Sprosse das Wachstum fortzusetzen. Anatomisch stimmt der Stengel im wesentlichen mit dem von *Potamogeton rutilus* und *P. trichoides* überein. In der Rinde befindet sich nur ein Kreis von Luftgängen und zwischen ihnen einige sehr reduzierte, verhältnismässig dünnwandige mechanische Stränge; im Zentralzylinder sind die Gefässbündel zu einem Strange vereinigt, in dessen Mitte sich ein Xylemgang befindet. Die Zellen bleiben alle dünnwandig; auch die Endodermiszellen sind ganz dünnwandig oder nur mässig stark verdickt (154, S. 112).

Die Blätter stehen abwechselnd zweizeilig und sind meist linealisch-fadenförmig (Fig. 271, 1), sie lassen keine deutlichen Quernerven erkennen. Am Grunde werden sie dicker, besitzen da einen fast halbrunden Querschnitt und sind von da ab mit dem Nebenblatte verbunden, welches, wie bei *P. pectinatus*, scheidenartig den Stengel umgreift, und von welchem bald der rechte, bald der linke Rand oben liegt. Diese Stipulae adnatae setzen sich oberwärts neben der Blattfläche jederseits in einen zahnartigen Vorsprung fort; es finden sich also nach Glück (66) hier die Stipulae laterales, welche die gewöhnliche Form der Nebenblätter der Dikotylen repräsentieren. Der mittlere Teil des Blattes, der dem von *P. pectinatus* sehr ähnlich gebaut ist, besitzt einen schiefovalen Querschnitt (Fig. 271, 8) und wird in der Mitte durchzogen von einem ziemlich grossen Gefässbündel, welches, wie das des Stengels, aus dünnwandigen Zellen zusammengesetzt ist. Es liegt eingebettet in eine von der Ober- zur Unterseite reichende Parenchymlage, die auch die beiden grossen (die Seiten des Blattes einnehmenden) Luftgänge (1- bis selten 3schichtig) umschliesst; an dies Parenchym grenzt die kleinzellige Epidermis. In die seitlichen Teile des Parenchyms sind kleine, ganz reduzierte Stränge eingebettet, die auch mitunter fehlen können. So gibt Sauvageau (136, S. 211) an, dass sie bei *R. brachypus* nicht ausgebildet seien; Raunkiär hat sie dagegen auch hier beobachtet. Die Epidermiszellen sind in regelmässigen Längszeilen angeordnet und enthalten meist reichlich Chlorophyll. Hin und wieder, besonders zahlreich in der Nähe des Blattrandes und der Spitze, sind sie aber durch grössere Zellen unterbrochen, die nach Sauvageau (136, S. 209) von einem stark lichtbrechenden ölartigen Stoff erfüllt sind, dessen Zweck noch nicht sicher erkannt ist, der aber in seiner Funktion doch wohl sicher dem auch bei *Potamogeton* erwähnten ähnlich ist. Am Blattrand, namentlich nach der Spitze zu, sind bei *Ruppia* kurze Zähne vorhanden, die meist aus 3—4, selten 2—6 Zellen bestehen (Fig. 271, 9 u. 10). Ein Wasserporus findet sich, abweichend von *Potamogeton*, nicht vor. Squamulae intravaginales sind fast stets zu zwei vorhanden, von denen meist eine viel grösser ist; sie sind sehr zart und meist breiter als lang.

Die dem Blütenstande vorausgehenden Blätter stehen, wie die übrigen, alternierend, allerdings mit sehr verkürztem Stengelgliede, und umschliessen mit ihren bauchig erweiterten scheidenartigen Stipulae zunächst den endständigen, auf sie folgenden Blütenstand. Aus der Achsel eines jeden der dem Blütenstande vorausgehenden Blätter entspringt bald nach der Entwicklung des Blütenstandes ein Seitenspross, mit einem häutigen Vorblatte beginnend und dann normal 2zeilig-alternierende Blätter tragend, und schliesslich nach Beendigung durch einen Blütenstand sich wieder in der angegebenen Weise verzweigend. Von

zwei Sprossen unter dem Blütenstande ist, wie bemerkt, stets der aus dem oberen Blatte des Paares hervorspriessende der kräftigere und geförderte. Aus der Achsel der seitlichen einzelstehenden Blätter der Sprosse in der Blütenregion können entweder wieder blühende Triebe oder auch kurze unentwickelte Laubsprosse hervorbrechen. Meist folgt nach 4 Blättern wieder ein Blütenstand. Dieser ist eine zweiblütige Ähre, die beiden Blüten stehen ungleich hoch und alternieren mit den letzten dem Blütenstande vorausgehenden genäherten Blättern (Fig. 272). Jede Blüte hat nur 2 Staubblätter, von denen jedes aus zwei nierenförmigen Antherenhälften gebildet wird (Fig. 271, 13 und Fig. 272 A). Das Konnektiv ist kurz, breit, fast 3eckig, schuppenförmig und liegt der Blütenstandsachse fest an, besitzt aber einen der Verbreiterung bei *Potamogeton* entsprechenden kurzen abgestumpften, zuweilen etwas ausgehöhlten Fortsatz (87, S. 83). Die Antherenhälften lösen sich nach dem Blühen meist leicht ab, vor der Blüte umgeben sie die meist in der Vierzahl (selten bis zu 10) vorhandenen Pistille, die in den Blüten noch sitzend und von eiförmig-zylindrischer Gestalt sind (Fig. 272 B). Die Samenanlage hängt von der Spitze der Höhlung des Fruchtknotens herab und ist anfangs gradläufig, später nach der Befruchtung halbkrummläufig; sie ist mit 2 Integumenten versehen. Die Narben sind sitzend, schildförmig oder vertieft. Die Bestäubung geht meist so vor sich, dass die Ähren auf einem längeren oder kürzeren Stiel über die Wasseroberfläche emporgehoben werden. Die Staubbeutel besitzen Ölzellen, ähnlich wie die Blattspitzen, die vielleicht dazu dienen, die Gebilde spezifisch leichter zu machen oder eine starke Benetzung zu verhindern. Das Aufspringen der Antheren geht durch einen quer verlaufenden Spalt vor sich; die Klappen schlagen sich zurück und der nieren- bis fast wurstförmige, in der Mitte etwas knieförmig gebogene Pollen wird durch den Wind fortgeführt oder auch von den an der Wasseroberfläche liegenden Narben schwimmend aufgefangen. Die Pollenkörner sind von einer Intine und einer etwas warzigen, eckig-netzigen Exine umgeben, welche sicher ein flacheres Schwimmen und ein leichteres Anhaften bewirkt (**154**). Die Angabe von Knuth, dass die Exine fehle, ist irrtümlich. Auf den salzigen Gewässern der Umgebung von Colberg beobachtete ich vielfach Fälle, wo entweder der Pollen die Wasserfläche bedeckte und sich um die gerade an der Wasseroberfläche befindlichen Blüten sammelte, oder ein Emportauchen der Blüten im fliessenden Wasser gar nicht stattfand; bei den kurzstieligen Arten scheint auch im stehenden Wasser ein Emportauchen der Blüten nicht immer einzutreten. Ähnliche Beobachtungen machte Roze (129, S. 467, t. 68), der *Ruppia* in Gefässen kultivierte. Der Pollen bedeckte die Wasseroberfläche wie Schwefelblüten, und die vertieften Narben beluden sich dicht damit; der Pollen zeigte sich dabei schwer benetzbar, schwamm deshalb flach auf dem Wasser und wurde vom Winde ausserordentlich leicht bewegt. Es scheint, als ob sich verschiedene Formen verschieden verhielten: Roze (129, S. 472) meint z. B., dass *R. rostellata* mehr windblütig sei. Nach der Befruchtung werden die Blüten, sofern sie über dem Wasserspiegel waren, heruntergezogen.

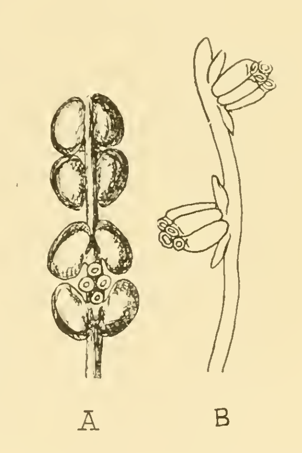


Fig. 272. *Ruppia maritima.* A Blütenstand im ersten, männlichen; B im zweiten, weiblichen Zustand. 4 : 1. (A Original. B nach Nees und Reichenbach.)

Die Früchtchen entwickeln an ihrem Grunde einen sie selbst an Länge mehrfach übertreffenden (bis über 1 cm langen) Stiel, so dass sie später doldenartig angeordnet erscheinen (Fig. 271, 11), sie sind Steinfrüchte von ovaler Ge-

stalt und etwa 3 mm Länge (Fig. 271, 2 u. 3). Spezifisch sind sie erheblich schwerer als Wasser und sinken deshalb, sobald sie sich mit ihren Stielen abgelöst haben, sofort unter. Diese Früchtchen werden vielleicht durch Vögel oder durch Fische verbreitet, gegen deren Verdauung der Samen durch die harte innere Fruchtwand geschützt ist. Wie schon bemerkt, treiben im Herbst oft grosse Laubtriebe mit den anhaftenden Früchtchen stromab. Die äussere Schicht der Früchtchen (Fig. 271, 4) ist meist grünlich, enthält Stärke (als Nahrungsmittel für Fische?) und zersetzt sich gewöhnlich bald, so dass dann die schwarzbraune holzige, zuletzt spröde harte Innenschicht frei wird. Die Stelle, an der das Knöspchen liegt und später auch das Würzelchen hervorbricht (vgl. S. 504, Fig. 271, 2, 3, 5), ist daran durch eine deutliche wulstige Erhebung sichtbar, die sich später als Fruchtdeckel abhebt.

Die Bewertung der Formen innerhalb dieser Gattung ist sehr strittig, denn während einige Autoren eine ganze Reihe von Arten unterschieden wissen wollen, halten andere alle nur für Formen einer Art. Ascherson und ich haben (15. S. 356) eine Art angenommen mit den beiden Unterarten *R. spiralis* und *R. rostellata*, die sich auch in biologischer Beziehung unterscheiden.

R. spiralis L. stellt meist eine kräftige, häufiger in bewegtem und etwas tieferem Wasser wachsende Pflanze dar, deren Blätter bis über 1 mm breit werden, sie findet sich hauptsächlich in der Nähe der Küsten und zwar sowohl an der Nord- und Ostsee, als am Mittelmeere. Die Angaben für das Binnenland sind unverbürgt. Ausserhalb des Gebietes ist sie fast über die ganze Erdoberfläche an allen Meeren verbreitet, in Norwegen dringt sie bis zu den Lofoten vor. Die Blüten dieser Unterart sind ausgeprägt protandrisch. Zur Zeit des männlichen Stadiums sind die Ähren noch ganz untergetaucht, der ziemlich kurze Ährenstiel lässt sie nicht erheblich aus der Umschliessung der letzten Blätter hervorsehen. Die länglichen Staubbeutelhälften platzen jetzt auf und der Pollen steigt in einzelnen Klumpen zur Wasseroberfläche, oder seltner lösen sich die ganzen Staubbeutel von ihren Connectiven los, steigen gleich Blasen an die Wasseroberfläche empor und entlassen dort den Pollen, der eben gerade bei dieser Unterart oft massenhaft das Wasser bedeckt. Jetzt erst beginnen die Ährenstiele lebhaft zu wachsen und sich spiralig hin- und herkrümmend erreichen sie allmählich die Wasseroberfläche. Hier entwickeln sich nun die papillösen Narben und fangen die umherschwimmenden Pollenkörner auf (154). In einzelnen Fällen beobachtete Roze, dass sich die Antheren erst öffneten, wenn die Blüten die Wasseroberfläche erreicht hatten, ich selbst sah, dass mitunter Blüten mit geöffneten Antheren die Wasseroberfläche noch erheblich überragten. Hier tritt entweder Windbestäubung ein oder beim Eintauchen ins Wasser wird der Pollen aufgefangen. Jedenfalls scheint bei dieser Unterart stets Fremdbestäubung stattzufinden.

Nach der Befruchtung zieht sich der Ährenstiel spiralig zusammen und zieht so die jungen Früchtchen tief in das Wasser hinab, in manchen Fällen erreicht er bis gegen 2 dm Länge. Der Stiel der meist schief eiförmigen Früchtchen wird etwa 3 bis 4 mal so lang als diese (Fig. 271, 11).

R. rostellata Koch ist in allen Teilen feiner und zierlicher gebaut, die scheidenartigen Stipulae, wie auch die Blätter sind schmäler und dünner. Die Unterart kommt nicht nur an den Meeresküsten, wo sie an der Nord- und Ostsee meist häufiger, am Mittelmeere meist seltner ist als die vorige, sondern auch an vereinzelten Orten, namentlich in der Nähe von Salinen, im Binnenlande vor, bei Artern sogar in $2^1/_2$ prozentigem Salzwasser. Ausserhalb Mitteleuropas ist sie gleichfalls über den grössten Teil der Erdoberfläche verbreitet. Der Ährenstiel bleibt stets ziemlich kurz, er erreicht selten 3 cm Länge. Die Blüten sind protogyn und, wie es scheint, ist Selbstbestäubung der mitunter nicht aus dem

Wasser auftauchenden Blüten dadurch ermöglicht, dass beim Öffnen der Antherenhälften die Narben noch empfängnisfähig sind und von dem um sie herum herausquellenden Pollen etwas festhalten. Ich sah bei dieser Unterart in flachem stehendem Wasser Blüten mit geöffneten Antheren und vertrockneten und noch frischen Narben aus dem Wasser hervorragen, um sie herum zahlreiche Pollenkörner schwimmend. Die Bestäubung kann also auf zweierlei Weise stattfinden, erstens durch die von den auftauchenden Narben an der Wasseroberfläche aufgefangenen und zweitens durch die vom Winde übertragenen Pollenkörner. Sehr oft aber traf ich die Pflanze auch in lebhaft und dauernd strömendem Wasser reichlich Früchte bildend, wo an ein Auftauchen nicht zu denken war, hier findet sicher die oben erwähnte Selbstbestäubung statt. Die Staubbeutelhälften sind rundlich, Pistille sind bei dieser Unterart nach Roze (129, S. 472) stets nur 4 vorhanden.

Nach der Befruchtung krümmt sich der Ährenstiel höchstens ein wenig oder bleibt ganz gerade, jedenfalls wird er nicht spiralig zusammengerollt. Der Stiel der oft fast halbmondförmigen, meist deutlich geschnäbelten Früchtchen ist um das Mehr- bis Vielfache länger als dieselben, bei der var. *obliqua* (Schur) erreichen die in ein kurzes gerades Spitzchen verlängerten Früchtchen die doppelte Grösse der normalen (Fig. 271, 12).

Die seltene Rasse *brevirostris* Agardh (*R. brachypus* J. Gay) ist in allen Teilen noch feiner und zierlicher als die Unterart *R. rostellata*. Der Ährenstiel erreicht hier nur 3 bis 5 mm Länge und ist nach der Befruchtung abwärts gekrümmt. Die Früchtchen sind klein und so lang oder selbst länger als ihr Stiel, oberwärts spitz, aber kaum geschnäbelt. Unter dieser in der Tracht an *Zannichellia* erinnernden Rasse sind hin und wieder Übergangsformen zum Typus mit längeren Ähren und Fruchtstielen (var. *intermedia* Schlegel) vorhanden.

3. Gattung. **Zannichellia Mich.**

(Bearbeitet von P. Graebner.)

23. Zannichellia palustris L.

In Bezug auf den Standort ist *Z. palustris* (im weiteren Sinne gefasst) wenig wählerisch, sie findet sich sowohl in stehenden als in fliessenden, in klaren und verunreinigten Gewässern. Auch in salzhaltigem Wasser ist sie nicht selten, wenn die Konzentration des Salzes keine zu hohe ist. Ihr Hauptverbreitungsbezirk ist deshalb in der Nähe der Meere, wo sie allenthalben häufig ist. In grossen Mengen kommt sie auch in grössern Flüssen in der Nähe grosser Städte vor, wo das Wasser Verunreinigungen erfahren hat. Auch die Wassertiefe, in der die Pflanze wächst, ist sehr veränderlich, in tiefen Seen und Flüssen gedeiht sie ebenso gut, wie in flachen Tümpeln, ja sogar an Orten, die beispielsweise während des ganzen Winters trocken liegen, ist sie nicht selten. Entsprechend den wechselnden Standorten sind auch hier kaum bestimmte Begleitpflanzen zu nennen, mit einiger Sicherheit kann man *Zannichellia* erwarten an Orten, wo schwächeres Salzwasser zusammenfliesst und aufstaut, in Gewässern, deren Ufer von *Triglochin maritima*, *Aster tripolium*, *Glaux maritima*, *Juncus Gerardi*, *Samolus Valerandi*, *Plantago maritima* und anderen bewachsen sind.

Die ersten Erscheinungen der Keimung scheinen bei den verschiedenen Formen etwas verschieden zu sein. Irmisch gibt an, dass die Keimung durch Spaltung der Fruchtschalen in zwei Hälften beginne, er hat dies also zweifellos irgendwo beobachtet. Hochreutiner (84) dagegen beschreibt den Fall, den auch ich beobachtete, nämlich, dass die Keimung durch das Auftreten einer



Fig. 273. *Zannichellia palustris.*
1 Früchtchen der Rasse pedicellata Wahlenb. 2 von deren var. gibberosa (Rchb.). 3 der Rasse genuina Aschers. (Z. polycarpa Nolte). 4, 5 Lage des Embryo. 6—8 Keimungsstadien; c Kotyledon; h hypokotyles Glied; w hinfällige Hauptwurzel. 9 Verzweigung der Grundachse. 10 Morphologischer Aufbau der Blütenstengel; w weibliche, m männliche Blüte. 11—13 „Windende" Wurzeln. 14 Habitusbild des Blütenstengels mit Früchten. 15 Querschnitt durch den Zentralzylinder des Stengels. 16 Querschnitt durch ein Blatt. 17, 18 Fruchtknoten mit der trichterförmigen Narbe. (1—5, 14 nach Reichenbach; 6—8 nach Hochreutiner und Raunkiär; 9, 10 nach Irmisch; 11—13 nach Hochreutiner; 15, 16 nach Schenck; 17, 18 nach Raunkiär.)

Längsspalte an einer mechanisch weniger festen Stelle der Bauchseite eingeleitet wird. Aus dieser Spalte drängt sich im Bogen der im Innern der Frucht eingerollte Keimling hervor, der zugleich beginnt, sich aufzurollen. Schleifenartig tritt dabei der ganze fadenförmige Kotyledon hervor (Fig. 273, 6), der von dem gleichfalls hervorragenden, sich allmählich verlängernden hypokotylen Gliede getragen wird. Das ganze Gebilde gleicht jetzt etwa einem kleinen, aus der Fruchtschale hervorragenden, sich nach oben verjüngenden geschlängelten binsenartigen Blatte. Der dickste Teil bleibt noch in der Frucht stecken, es ist dies eine scheibenartige Verbreiterung, die in der Mitte eine kleine Erhöhung trägt. Letztere wächst nun sehr bald zur Hauptwurzel aus. Während bisher die Verankerung des Ganzen im Schlamm durch die zugespitzte Frucht geschah, treten jetzt aus dem scheibenförmigen Fusse und aus der ersten Wurzel zahlreiche, z. T. langgestreckte Wurzelhaare hervor, die eine beträchtliche Menge des Bodens festhalten. Das Keimblatt von *Zannichellia* besitzt eine an der Bauchseite geschlossene (nicht wie bei *Potamogeton* mit übergreifenden Rändern offene) Scheide, zeigt also schon einen ähnlichen Unterschied wie die Laubblätter der beiden Gattungen (92, S. 210). Aus dieser Scheide am Grunde des Kotyledon tritt dann das erste Blatt hervor (Fig. 273, 7 u. 8), welches zunächst scheidenartig ist, aber bereits eine deutliche Spitze besitzt. Mit der Entwickelung dieses Blattes beginnt zugleich die Streckung der Stengelglieder und die Entstehung weiterer Laubblätter. Nach Irmisch befindet sich bei dieser Gattung bereits in der Achsel des ersten Laubblattes eine Sprossanlage, wie sie auch in den Achseln der folgenden Laubblätter zu finden ist. In den beobachteten Fällen wuchs der Spross in der Achsel des zweiten Laubblattes heran, er hatte an seinem ersten (entwickelten) Achsengliede ein scheidenförmiges geschlossenes Niederblatt, auf welches einige Laubblätter folgten und bewurzelte sich. Hiermit begann der horizontal wachsende Sprossverband.

Der Sprossaufbau ist im wesentlichen mit dem von *Potamogeton* übereinstimmend. Auch bei *Zannichellia* beginnt jede Sprossgeneration nach einem gestreckten horizontalen Stengelgliede mit einem häutigen Niederblatte, welches jedoch eine geschlossene kurze Scheide darstellt. Das zweite Glied, gleichfalls gestreckt, schliesst bereits mit einem vollständigen Laubblatt ab, welches ein freies scheidenförmiges Nebenblatt besitzt. Aus der Achsel dieses Blattes entspringt der Fortsetzungsspross der Grundachse, während aus dem dritten (gleichfalls Laubblatt) nach etwas verlängerter Achse der Reservespross entspringt. Das zweite Blatt steht nicht genau (organisch) über dem Blatte, aus dem der Spross hervorging, sondern etwas seitlich (88, S. 37) und zwar bei mehreren aufeinander folgenden Generationen abwechselnd rechts und links. Sonst aber ist die Blattstellung (vgl. unten) mit wenigen Ausnahmen streng zweizeilig (Fig. 273, 9).

Die Wurzeln sind nach dem sehr frühzeitigen Absterben der aus dem Keimling erwachsenden Hauptwurzel nur Nebenwurzeln, die selten an kräftigen Sprossen zu 3 (84, S. 133) aus den Knoten der Grundachse wie der Stengel entspringen. Der erste Stengelknoten, welcher das schuppenförmige Niederblatt trägt, treibt keinerlei Wurzeln, wie er ja auch keine Knospe besitzt, der zweite Stengelknoten erzeugt fast stets zwei Wurzeln, ganz schwächliche Exemplare nur eine. Auch unter dem 3. und 4. Blatt entspringen meist Wurzeln, hin und wieder auch an den oberen Stengelgliedern, die jedenfalls alle fähig erscheinen, solche zu bilden. Diese Wurzeln bieten deshalb ein besonderes Interesse dar, weil sie, was wohl zuerst von Irmisch bemerkt wurde, nicht gerade abwärts wachsen, sondern, was selbst an getrocknetem Material leicht sichtbar ist, stark hin- und hergebogen erscheinen. An lebenden Exemplaren stellen sich diese Biegungen im wesentlichen als Spiralwindungen dar, die indessen nur selten

einige Regelmässigkeit zeigen, meist finden sich grosse und kleine Windungen unregelmässig abwechselnd (Fig. 273, 11—13). Sind mehrere Wurzeln an einem Knoten vorhanden, so steht die zuerst entstandene und auch längste, die auch zumeist am stärksten gebogen erscheint, gerade auf der Unterseite des kriechenden Stengels, also etwas seitlich der, wie oben bemerkt, schief zu ihrem Ursprungsblatte stehenden Fortsetzungsknospe der Grundachse. Sehr ausführlich berichtet darüber Irmisch (88, S. 37—42 und Taf. III). Die ebenerwähnten spiraligen Windungen der Wurzeln bieten nun deshalb ganz besonderes biologisches Interesse, weil sie eine Erscheinung zeigen, die wohl bei einer ganzen Reihe von tropischen Gewächsen (namentlich Epiphyten) verschiedener Familien, nicht aber bei Vertretern unserer Flora bekannt ist, das Vorkommen bei *Potamogeton*-Arten (*P. densus*, *P. obtusifolius* u. a.) abgerechnet. Während bei den tropischen Epiphyten der Hauptzweck dieser windenden Wurzeln der sein dürfte, für die Wurzel möglichst eine Anheftungsstelle zu suchen, tritt dieser für unsere Wasserpflanze wohl sehr in den Hintergrund, wenn er auch wohl nicht ganz ohne Bedeutung ist, denn wie besonders Hochreutiner häufig beobachtete, wachsen die frei ins Wasser hängenden Wurzeln spiralig um die Stengel anderer Pflanzen oder abgestorbene Reste herum, dadurch die ganze lose und wenig widerstandsfähige Masse der Pflanze mehr und mehr befestigend (Fig. 273, 13). Der Hauptnutzen der gebogenen Wurzeln für die Pflanze liegt aber sicher darin, dass die Wurzeln, die sich nicht verzweigen, sich also nicht durch Verästelung im losen Schlammboden verankern können, wenn sie gerade wären, zu leicht durch jede Wasserbewegung, die die Pflanzen an den Wurzeln ziehen lässt, aus dem Boden gezogen würden. So aber sind sie nach Art eines Pfropfenziehers in demselben befestigt und nur unter Mitnahme einer grösseren Menge von Schlamm herauszuziehen. Erhöht wird die Wirkung dieser Einrichtung dadurch, dass eine ziemlich ausgedehnte Zone der Wurzel durch sehr lange Wurzelhaare seitlich festgehalten wird.

Die Anatomie der Wurzel bietet einige Eigentümlichkeiten. Das zentrale Bündel besitzt keine echten Gefässe, sondern besteht im wesentlichen aus einem mässig festen, ziemlich gleichmässigen Parenchym. Im Zentrum befindet sich ein Strang von 2 bis 3 grossen Zellen, deren Wände anscheinend keine Durchlöcherung oder Durchbrechung zeigen; diese Zellen sind leer, enthalten kein Protoplasma, ihre Wände sind dünn und unverholzt. Aussen an das Bündel schliessen sich einige Siebröhren; die Schutzscheide ist gut und deutlich ausgebildet, aber sehr dünnwandig; das mächtig entwickelte Rindenparenchym besitzt grosse Zwischenzellräume; die Epidermis ist aus sehr grossen, fast palissadenartigen Zellen gebildet. Die Wurzeln führen namentlich in den äusseren Zellschichten erhebliche Mengen von Chlorophyll, solange sie frei im Wasser wachsen, sie sind also an allen ausserhalb des Bodens befindlichen Teilen deutlich grün.

Die Überwinterung der *Zannichellia* geht anscheinend ohne besondere Einrichtungen vor sich. In tieferem Wasser, überhaupt wo nicht das ganze Gewässer während des Winters ausfriert oder austrocknet, bleibt die Pflanze dauernd immergrün, die stark verlängerten und verästelten Stengel lösen sich oft schon im Spätsommer teilweise ab und treiben mitunter in grossen Mengen die Flüsse herunter, im Herbst gehen sie entweder anscheinend unter Zurücklassung der zahlreichen Früchte zu Grunde oder sie wurzeln irgendwo ein und begründen dort eine neue Kolonie. Die jüngeren Triebe bleiben vollständig erhalten und setzen im Frühjahr ihr Wachstum fort. Es scheint, dass im Spätsommer bis zum Herbst ein Teil der jüngeren Laubtriebe kürzer bleibt als es im Sommer geschieht, die Verlängerung der Stengelglieder geht langsamer vor sich, sie bleiben aber dafür dicker. Während des Herbstes gesammelte Pflanzen zeigten wenigstens eine auffällige Verkürzung der jungen Laubtriebe, die durch die Zusammendrängung der Haupt-

und Reservesprosse fast büschelig erscheinen, gegenüber den sofort stark verlängerten im Sommer. In jeder Zeit des Winters werden an den Standorten von den Fischern aus ins Eis geschlagenen Löchern vollständig unbeschädigte, in voller Kraft befindliche Pflanzen hervorgeholt. In flachem Wasser stirbt die Pflanze oft ganz ab, oft bleiben anscheinend nur die Grundachsen erhalten, mitunter (an im Herbst eintrocknenden Sümpfen) verschwinden auch diese und ich hatte mehrmals Gelegenheit zu beobachten, dass sich die Pflanze im Frühjahr nur durch die Keimpflanze ergänzte, sich also wie eine einjährige Pflanze verhielt.

Der Stengel ist reich verzweigt, bis über 5 dm lang; zumeist liegt er mit seinen unteren Teilen mehr oder weniger weit nieder und wurzelt dann meist aus allen Knoten. Die einzelnen Stengelglieder sind selten über 2 cm lang. Ob ein grösserer oder geringerer Teil des oberirdischen Stengels wurzelt oder flutet, hängt ganz von der Wassertiefe, Wasserbewegung und Jahreszeit ab. In tiefem Wasser flutet der grösste Teil des Stengels, in flachem wurzelt er fast ganz. Im Herbst sinkt der Stengel auch in tieferem Wasser nieder und lagert dann mehr. An Standorten, an denen die Pflanze im Sommer bis zur Wasseroberfläche gewachsen war, ist sie im Spätherbst oft kaum mehr zu erreichen. Die Verzweigung ist bis auf die Drehung der Achsen der der schmalblätterigen *Potamogeton*-Arten ähnlich.

Der anatomische Bau des Stengels gleicht im wesentlichen dem von *Ruppia* (Fig. 273, 15). Das Rindengewebe ist sehr stark entwickelt und von verhältnismässig kleinen Luftkanälen durchsetzt. Die Grösse der Luftkanäle ist verschieden, je nachdem der Stengel horizontal oder aufrecht wächst; an dem kriechenden Stengel finden sich einige stark vergrösserte neben einer Anzahl kleinerer, bei dem aufrechten sind zahlreiche kleine Luftgänge vorhanden (84, S. 98). Baststränge sind zumeist in der Rinde zerstreut, aber meist unvollkommen (144). Sie sind bei den verschiedenen Formen verschieden stark ausgebildet, was wohl hauptsächlich mit der Stärke der Wasserströmung zusammenhängt, wenigstens fand ich sie an Exemplaren aus der Havel sehr deutlich entwickelt, viel kräftiger als an Exemplaren aus Teichen. Mit der sehr wechselnden Länge der Stengelglieder ist auch ihre mechanische Festigkeit sehr verschieden.

Die in der Achsel eines Laubblattes innerhalb des scheidenförmigen, den ganzen Stengel umschliessenden Nebenblattes entstehenden Seitentriebe stehen nicht ganz genau vor dem Mutterblatte, also zwischen Mutterblatt und Stengel, sondern sind etwas zur Seite gerückt, so dass die eine Seite seitlich über das Blatt hinausragt. Kommt eine derartige Verzweigung öfter vor, so stehen die Seitentriebe immer abwechselnd bald rechts, bald links. Am Grunde des Zweiges steht ein zarthäutiges, scheidenförmiges Blatt, aus dem oben die nächstfolgenden Laubblätter zuerst hervorragen.

Die schmal-linealischen Blätter besitzen am Grunde ein häutiges, den ganzen Stengel scheidig umfassendes, geschlossenes Nebenblatt, in dem zwei Achselschüppchen ausgebildet sind. Die Länge und Breite der Blätter ist ausserordentlich verschieden je nach dem Standorte. Während die im fliessenden Wasser meist starr und schmäler sind, erreichen die des stehenden Wassers oft eine verhältnismässig grosse Breite (bis zu 2 mm). Solche Exemplare finden sich namentlich in den Strandseen mit Brackwasser in der Nähe der Ostsee, auffälligerweise aber auch in flachen Gräben mit fliessendem Wasser und in starken Quellen (var. *major* Bönn.). Meist sind sie deutlich flach, selten etwas dicklich. Die Blattfläche ist zumeist in der Mitte von einem Gefässbündel durchzogen, welches seitlich von einem oder zwei grossen Luftkanälen umgeben ist. Die übrige Blattfläche besteht zumeist nur aus wenigen (zwei) Lagen von Zellen zwischen den Epidermen (Fig. 273, 16). Mitunter (besonders bei der Abart *Rosenii* Wallman der typischen Rasse) findet sich seitlich noch je ein Gefässbündel, die bei der

genannten. bisher nur in Schweden beobachteten Abart sehr stark ausgebildet sind. bei den meisten Formen indessen sehr zurücktreten oder ganz fehlen. (Weiteres vgl. besonders Sauvageau [136] und Schenck [144]).

Die Blütenstände tragenden Zweige (Fig. 273, 10) brechen entweder aus der Achsel eines durch verlängerte Stengelglieder von den übrigen getrennten Blattes oder eines von den zwei genäherten, einem Blütenstande vorangehenden hervor. In dem ersteren Falle beginnt der Spross nach einem scheidenförmigen, mehr oder weniger gespaltenen Vorblatte mit einem Laubblatte, in dessen Achsel eine langgestielte männliche Blüte steht. Auf dieser Seite ist das scheidenförmige Niederblatt oft bis zum Grunde gespalten. Die männliche Blüte (Fig. 274 B) besteht meist aus einem einzigen Staubblatt, welches zwei längliche Antherenhälften mit einer kurzen Konnektivspitze trägt, oder der Blütenstiel gabelt sich oberwärts in zwei fast sitzende Staubblätter, deren Staubbeutel (leicht verklebt) sich den Rücken zuwenden. Das Stielchen der männlichen Blüte (bezw. bei nur einem Staubblatt scheinbar der Staubfaden) wird von dem häutigen Nebenblatte des Laubblattes umfasst. Aus der Achsel des Laubblattes, d. h. also zwischen dem Staubblatte und dem Nebenblatte des Laubblattes. entspringt später ein Laubtrieb, der dem jetzt zu beschreibenden meist ähnlich wird. Unterhalb der männlichen Blüte stehen selten zwei (mitunter genäherte) Laubblätter. An einem solchen in der Achsel eines Laubblattes stehenden Blütenzweige ist selten anstatt der männlichen eine weibliche Blüte zu finden.

Wie bei *Potamogeton* und *Ruppia* schliesst auch bei dieser Gattung die Beblätterung eines Triebes mit zwei scheinbar opponierten, also stark genäherten Laubblättern ab. Der solche genäherte Blätter treibende Spross endigt in eine einzige endständige weibliche Blüte. Derartig abschliessende Triebe bestehen zum mindesten aus einem verlängerten Stengelgliede unterhalb der beiden genäherten Laubblätter. meist tragen sie aber darunter noch ein bis mehrere Laubblätter. Selten sind alle Blätter, (auch die zwei obersten) entfernt. Aus den Achseln der beiden genäherten Laubblätter entspringen wieder Zweige, von denen der untere stets der schwächere ist. Aus der Achsel des unteren der beiden genäherten Laubblätter wächst in der Mehrzahl der Fälle ein Spross mit ganz verkürzten Stengelgliedern hervor, der 1—2 Vorblätter und darauf ein Laubblatt und eine endständige männliche Blüte erzeugt. Der ganze Zweig ist so kurz, dass der (oder die) Staubbeutel mit der weiblichen Blüte in einer Höhe steht und so das Ganze bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck einer zweigeschlechtlichen Blüte macht. Aus der Achsel des Laubblattes dieses Triebes wächst dann zwischen seinem Nebenblatte und der männlichen Blüte ein Laubspross hervor, der dann meist wieder mit zwei genäherten Laubblättern und einer endständigen weiblichen Blüte abschliesst. — Selten, an ganz kräftigen Trieben, ist der Spross aus der Achsel des unteren der beiden genäherten Laubblätter dem des oberen ähnlich. Dieser letztere ist folgendermassen gebaut: Das obere Laubblatt umschliesst mit seinem Nebenblatte mehr oder weniger den Stiel der weiblichen Blüte; aus der Achsel entspringt (nach oder ohne Ausbildung eines verkümmerten Vorblattes) ein verlängertes, aus dem Nebenblatt hervorragendes Stengelglied, welches oben zunächst ein scheidenartiges Niederblatt trägt; darauf folgen 1—2 Laubblätter oder es folgt gleich wieder ein Paar genäherter Laubblätter, über denen sich der ganze Verband der Blütensprosse wiederholt. Sind unterhalb der genäherten noch 1 oder 2 durch Stengelglieder getrennte Laubblätter vorhanden. so erzeugen diese in ihren Achseln meist wieder männliche Blütensprosse. Durch diese sich fortwährend wiederholenden Sprossverbände ist die ungeheuer lange Blütezeit der Pflanze, die vom Mai bis zum Spätherbst fortdauert, ermöglicht und trotzdem die Blüten nicht, wie bei vielen *Potamogeton*-Arten. in reichblütigen Blütenständen vereinigt sind. sondern alle einzeln stehen,

wird dadurch eine Fülle von Samen erzeugt, die wohl kaum hinter der der *Potamogeton* zurückstehen wird.

Die weiblichen Blüten (Fig. 274 A) besitzen eine häutige Hülle, die einem scheidigen Niederblatte ähnlich gestaltet ist und deren glatter, ungezähnter Rand nicht erkennen lässt, ob sie aus einem oder mehreren Blättern zusammengesetzt ist. Innerhalb dieser Hülle stehen 2—6, meist 4 kurz gestielte Fruchtknoten, die ihre nicht zyklische Anordnung durch die verschieden hohe Einfügung verraten. Jeder Fruchtknoten (Fig. 273, 17 u. 18) ist seitlich zusammengedrückt und enthält nur eine an der Spitze hängende orthotrope Samenanlage, die nur ein Integument erkennen lässt. Der Griffel ist ziemlich kurz und erweitert sich oben ziemlich plötzlich in eine grosse, schildförmige, trichterförmig vertiefte zartwandige, meist unregelmässig gezähnte oder gelappte Narbe.

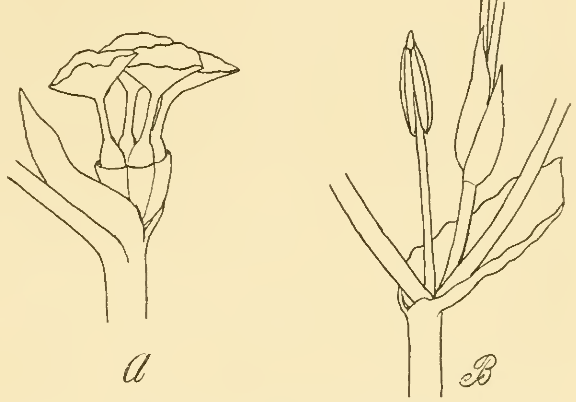


Fig. 274. *Zannichellia palustris.* A Weibliche Blüte, B männliche Blüte. 15 : 1. (A nach Nees und Original, B nach Nees). K.

Der Bestäubungsvorgang ist zwar noch nicht genau beobachtet worden, spielt sich aber sicher unterhalb des Wasserspiegels ab (128). Hierauf deutet insbesondere der Narbentrichter hin, welcher aus einer dünnen, hautartigen Wand besteht und keine Papillen zeigt, sondern offenbar durch seine ganze Gestalt zum Auffangen des Pollens geeignet ist, der sich auf den Trichter herabsenken und in dessen Grunde ansammeln wird.

Männliche Blüten stehen, wie oben bemerkt, teilweise unmittelbar neben weiblichen, wodurch der Bestäubungsvorgang erleichtert und geradezu der Eindruck einer Zwitterblüte hervorgerufen wird, wie denn auch Nees von Esenbeck (Genera plantarum florae germanicae) der Gattung *Zannichellia* männliche und zwitterige Blüten zuschreibt und eine der letzteren abbildet. Die Pollenkörner besitzen nach Kerner nur so lange als sie in der Anthere eingeschlossen sind, eine kugelige Gestalt, wachsen aber nach dem Aufgehen der Anthere zu Schläuchen aus, welche von den Strömungen des Wassers zu den Narben getragen werden. Roze sagt, dass die Pollenkörner nach dem Austreten aus der Anthere doppelt so gross würden. Die Struktur der Pollenzellen ist übrigens einer genaueren Untersuchung bedürftig: Raunkiär nennt sie wurstförmig, Hochreutiner (84) kugelig ohne Skulptur und Kerner schildert sie als der Exine ermangelnd, so auch Knuth in einer anscheinend aus Schenck (144, S. 124) entnommenen, aber verstümmelten Notiz; dagegen gibt H. Fischer (45) an, dass sie eine fast glatte Exine besässen. In jedem Fall ergibt sich die Wirksamkeit der Bestäubungseinrichtung daraus, dass *Zannichellia* in der Regel reichliche Früchte ausbildet.

Die Früchtchen (Fig. 273, 1—3) sind sitzend oder gestielt, länglich, schief gebogen, beiderseits verschmälert zugespitzt, eine Gestalt, die für die Verankerung im Schlammboden sehr zweckmässig ist. Die äussere Schicht ist weich und fleischig, zersetzt sich sehr bald (die Angabe Irmischs, dass diese Schicht fehle, ist irrtümlich) und legt die innere, lederartige Schicht frei, die jetzt rückenseits die häufig vorhandenen Zähne des Flügelrandes erkennen lässt. Selten sind

die Früchtchen auch bauchseits geflügelt (var. *gibberosa* [Rchb.]). Die Grösse der Früchte ist einigermassen veränderlich; während die typischen Formen bis etwa 2 mm lange Früchte besitzen, sind sie bei manchen nur 1 mm lang. Diese kleineren Formen haben dann meist einen sehr stark gezähnten, bis fast stacheligen Flügel am Rücken (var. *aculeata* [Schur]). Die Zahl der zur Ausbildung gelangenden Früchtchen in einer Blüte ist gleichfalls sehr schwankend; während sich zumeist nur zwei entwickeln, steigt bei manchen Formen die Zahl konstant von drei bis sechs (var. *polycarpa* [Nolte]). Der Embryo (Fig. 273, 4 u. 5) ist mehrmals gewunden und besitzt einen sehr lang zugespitzten Kotyledon und ein deutliches hypokotyles Glied, eine sehr kleine Plumula, die in der Scheide des Kotyledon eingeschlossen ist (166, S. 11). Die Verbreitung geschieht wohl selten durch einzelne Früchtchen, sie bleiben ziemlich lange sitzen und werden dann mit Teilen der Pflanze fortgeführt.

Die Veränderlichkeit der Art ist ziemlich gross und wie bei vielen Wasserpflanzen sind die Meinungen der Autoren über den systematischen und ökologischen Wert der Formen sehr geteilt. Vor über 50 Jahren glaubte Gay[1]) die Formen durch das Vorhandensein von einer oder zwei Antheren scheiden zu können. Irmisch weist jedoch bereits (88, S. 92) darauf hin, dass dieses Merkmal ganz unbeständig sei und an fast allen Formen vorkomme. Kräftige, üppig wachsende Exemplare entwickeln sehr häufig zwei Antheren. Es kommen aber alle Übergänge vor, manchmal besitzt die zweite Anthere nur eine Staubbeutelhälfte und auch diese ist oft nicht vollständig entwickelt. Ascherson und Graebner (15, I, S. 362) unterscheiden zwei Rassen, die jedenfalls eine gewisse Formenselbständigkeit besitzen, die typische Form (Fig. 273, 3), deren Früchtchen etwa doppelt so lang sind als der bleibende Griffel und deren Narben meist gezähnt sind, weshalb sie von Willdenow auch als *Z. dentata* unterschieden wurde; in vielen Floren ist sie als *Z. polycarpa* Nolte aufgeführt. Die andere Rasse *pedicellata* Wahlenb. (Fig. 273, 1) hat meist nur zwei ausgebildete Früchtchen, die so lang oder wenig länger als der Griffel sind, und besitzt eine wenig oder nicht gezähnte Narbe. Von beiden Rassen kommen Formen mit kriechenden (var. *repens* [Bönn.] bezw. var. *radicans* Wallm.) und solche mit flutenden Stengeln (var. *major* [Bönn.] bezw. var. *pedunculata* A. u. G.) vor. — Von den oben erwähnten Formen gehört die bei der Besprechung des Blattes erwähnte var. *Rosenii* (Wallm.) zur Rasse *genuina* Aschers., ebenso die durch die Fruchtbildung ausgezeichnete var. *polycarpa* (Nolte). Zu *pedicellata* gehören var. *gibberosa* (Rchb.) und var. *aculeata* (Schur).

4. Gattung. **Zostera L.**

(Bearbeitet von Ch. Flahault.)

Die *Potamogetonaceen*-Gattungen *Zostera*, *Posidonia* und *Cymodocea* führen eine innerhalb der Blütenpflanzen der europäischen Flora so aussergewöhnliche Lebensweise, dass es zweckmässig erscheint, ihrer speziellen Schilderung einige allgemeine Bemerkungen vorauszuschicken.

Die 4 hier zu behandelnden Arten aus dieser Gruppe sind die einzigen, in unseren Gegenden im Meerwasser lebenden Phanerogamen, bei denen alle Lebensverrichtungen mit Einschluss der Bestäubung sich unter Wasser abspielen. Lange Zeit hindurch waren sie wenig genau bekannt, weil ihr Vorkommen in der Tiefe, trotzdem sie an ihren Standorten von weiter Verbreitung

[1]) In Reuter Cat. graines Jard. Genève 1854, und in Willkomm und Lange Prodr. Fl. Hisp. I.

sind, die Beobachtung mehr oder weniger erschwert. Die beiden *Zostera*-Arten, *Posidonia oceanica* und auch *Cymodocea nodosa* sind gesellig lebende Pflanzen, die grosse Flächen überziehen und deshalb deren Physiognomie bestimmen und für die Meeres-Biologie eine wichtige Rolle spielen; sie bilden die unterseeischen Wiesen oder Grasbänke, wie sie von den Fischern und Seeleuten genannt werden. Übrigens ist die Schwierigkeit, ihrer habhaft zu werden, keineswegs der einzige Grund, weshalb man hinsichtlich der Morphologie dieser Pflanzen lange Zeit im Unklaren geblieben ist, sondern dies hängt auch mit der Art ihrer Vermehrung zusammen. Sie pflanzen sich nämlich in einer ausserordentlich reichlichen Weise durch vegetative Vermehrung ihrer Grundachsen fort, welche sich verzweigen, an den vorderen Enden weiter wachsen und an den hinteren Partien allmählich absterben. Wie es auch bei anderen Pflanzen zu beobachten ist, bildet die Produktion von Blüten und Früchten für sie keine absolute Lebensbedingung: *Posidonia oceanica* wenigstens scheint jahrelang leben zu können, ohne zu blühen, und bringt jedenfalls in manchen Jahren im Verhältnis zu den ungeheuren Flächen, welche die Pflanze einnimmt, nur sehr spärliche Blüten und Früchte hervor.

Die Arten von *Zostera*, *Posidonia* und *Cymodocea* unserer Meere (der Ostsee, Nordsee und Adria) besiedeln den kiesigen und schlammig-sandigen Meeresboden in verschiedenen Tiefen. Ihre monopodial aufgebauten Grundachsen wachsen an der Oberfläche des Bodens oder in sehr geringer Tiefe und verankern sich fest mit Hilfe von Adventivwurzeln. Die Blätter der Hauptachse und die Vorblätter der Zweige sind gewöhnlich reduziert, die abwechselnd zweizeilig gestellten Laubblätter sind lang bescheidet und mit kleinen intravaginalen Achselschüppchen (Trichombildungen) versehen, die Scheiden sind bei allen marinen Arten sehr entwickelt. Die beiden unmittelbar unterhalb des Blütenstandes oder unter den Blüten stehenden Blätter sind einander so genähert, dass sie gegenständig zu sein scheinen. Von Spaltöffnungen findet man bei den marinen *Potamogetonaceen* keine Spur; Chlorophyllkörner sind nicht nur in der Epidermis, sondern mehr oder weniger reichlich auch in dem Blattparenchym vorhanden.

Bei der Befruchtung spielen Insekten keine Rolle. Die Pollenkörner haben zwar dieselbe Entstehungs- und Entwicklungsweise wie bei den übrigen Angiospermen, aber sie nehmen schliesslich eine sehr langgezogene, wurmförmige und mehr oder weniger spiralig gebogene Gestalt an, der Pollen wird vom Wasser transportiert und die Befruchtung vollzieht sich nicht an der Oberfläche, sondern in der Tiefe des Wassers. Die Narben sind fädig und gewöhnlich sehr verlängert. Die Frucht ist eine Schliessfrucht, der Embryo bildet den ganzen Samenkern, von Nährgewebe ist keine Spur vorhanden.

Bei diesen völlig untergetauchten und spaltöffnungslosen Pflanzen, deren Wurzeln aber mit zahlreichen und dauerhaften Wurzelhaaren ausgestattet sind, entstehen die Fragen: 1. Wie geschieht die Ausscheidung des von den Wurzeln aufgenommenen Wassers? 2. In welcher Weise wird eine Auswahl der assimilierbaren Nährstoffe gegenüber den unnützen und schädlichen Salzen getroffen? In einigen Fällen (*Zostera*) scheint Wasser in flüssigem Zustande durch eine an der Blattspitze befindliche Öffnung auszutreten, aber bei *Cymodocea* und *Posidonia* existiert eine derartige Öffnung nicht. Sich von den Wechselwirkungen zwischen der Pflanze und dem sie umgebenden Wasser eine richtige Vorstellung zu machen, bietet Schwierigkeiten. Sauvageau (136, S. 191) hat gezeigt, dass wurzellose untergetauchte Wasserpflanzen mit der Oberfläche ihrer chlorophyllhaltigen Organe Wasser aufsaugen und auch auf demselben Wege es ausscheiden können; diese Aufnahme und Abgabe geht auf dem Wege der Diffusion vor sich, und dasselbe scheint auch bei denjenigen Phanerogamen der Fall zu sein, die normal und regelmässig wurzellos sind (*Ceratophyllum*).

24. Zostera marina L., Gemeines Seegras. 25. Z. nana Roth, Kleines Seegras.

Die beiden in den europäischen Gewässern lebenden *Zostera*-Arten sind perennierende halophile Kräuter; sie wachsen, mit wagrecht ziehenden Grundachsen und Nebenwurzeln befestigt, im sandigen oder schlammigen Boden der Küsten des atlantischen Ozeans und seiner Nebenmeere, wie Mittelmeer, Nordsee und Ostsee. Sie sind gesellige Pflanzen, unter den gewöhnlichen Verhältnissen von völlig untergetauchter Lebensweise, indessen im stande, innerhalb der Zone zwischen Ebbe und Flut, oder für kürzere Zeiträume auch bei eintretender Senkung des Wasserspiegels infolge von Winden, sich aufgetaucht am Leben zu erhalten. In der Ostsee bildet *Z. marina* auf sandigem Boden oft ausgedehnte submarine Wiesen bis zu einer Tiefe von höchstens 11 m; an den Küsten des atlantischen Ozeans (Bretagne) erreicht oder überschreitet sie die Tiefe der grössten äquinoktialen Ebbe; im Mittelmeer beschränkt sich *Z. marina* im allgemeinen auf ruhige und seichte Standorte, Strandseen, Lagunen, windgeschützte Buchten und kleine Häfen, wo man sie bis zu einer Tiefe von höchstens 4—5 m findet. Das Maximum der Tiefe, bis zu welcher *Z. marina* vordringt, hängt nach Ostenfeld[1]) (in den dänischen Meeren) von der Durchsichtigkeit des Seewassers im Sommer ab. Die Entwicklung der Pflanzen wird aber nicht durch die Tiefe bedingt, sondern von der Beschaffenheit des Grundes bestimmt; denn in der Entwicklung von Exemplaren, die in einer Tiefe von 3—5 m wuchsen, und solchen aus 8—10 m liess sich kein deutlicher Unterschied auffinden, während auf sandigem Boden wachsende immer ziemlich klein und schmalblätterig sind. An schlammigen und geschützten Stellen erlangt *Z. marina* ihre reichste Entwicklung etwa zwischen 3 und 10 m Tiefe. Wenn sie in ruhigem und seichtem Wasser wächst, so richten sich ihre von den Grundachsen in grosser Anzahl hervorgebrachten Blätter im Wasser auf, oder überlassen sich flutend den geringsten Strömungen; die Stengel verlängern sich in vertikaler Richtung erst zu der Zeit des Erscheinens der Blütenstände und wenn die Anthese sich vorbereitet; dann können sie an der Oberfläche des Wassers flottieren. *Zostera nana* wächst in weniger tiefem Wasser, in den Strandseen und Lagunen, doch auch an den Meeresküsten (wie im Mittelmeer).

Überall, wo *Z. marina* vorkommt, ist sie die am meisten charakteristische Art einer Pflanzengenossenschaft, in der alle übrigen Glieder sich ihr unterordnen. Die meisten mit ihr in Gemeinschaft lebenden Pflanzen sind auf ihren Blättern und Grundachsen sitzende epiphytische Algen, deren Arten je nach den Meeresteilen, Jahreszeiten, dem Standort mit Rücksicht auf die Strömungen, Wasserbewegungen und Wassertiefe u. s. w. wechseln. In den Salzteichen der Ufer des westlichen Mittelmeeres, die in ununterbrochener Verbindung mit dem Meere stehen, kennzeichnet *Z. marina* eine Genossenschaft, deren verbreitetste Mitglieder im übrigen *Enteromorpha compressa* und *E. ramulosa*, *Codium tomentosum*, *Sphacelaria scoparia*, *Padina paronia*, *Dictyota dichotoma*, *Gracilaria conferroides*, *Gelidium latifolium*, *Ceramium rubrum* sind; *Acetabularia mediterranea* gehört als Sommergewächs zu dieser Genossenschaft. An den atlantischen Küsten Frankreichs wechselt die durch *Z. marina* charakterisierte Genossenschaft sehr, entsprechend der Tiefe und dem Einfluss der Ebbe. An der unteren Grenze die Zone der grossen Laminarien (*L. saccharina*, *L. flexicaulis*, *L. Cloustoni*) berührend, erreicht sie in zurückliegenden Buchten fast die obere Grenze des Seewassers und lebt dort in der Nachbarschaft der in schwarzgrünen, ausgebreiteten Polstern wachsenden *Vaucherien*, deren Vermehrung meistens eine rein vegetative ist (*V. Thuretii*).

[1]) Botanisk Tidsskrift, Bd. 28, 1905.

Die geographische Verbreitung von *Zostera marina* und *Z. nana* ist folgende.

Z. marina ist in den Meeren der nördlichen gemässigten Zone sehr verbreitet; sie kommt auch an den amerikanischen atlantischen Küsten von Grönland bis Florida, und an den pazifischen von Alaska bis Kalifornien vor[1]), sowie (nach Hemsley) in China und Japan. In Europa ist sie in der Nordsee, wenigstens bis zum 64.° n. Br., und in der Ostsee (mit Ausnahme des nördlichen Teiles) häufig, ebenso an den Küsten des atlantischen Ozeans und an den nördlichen Ufern des Mittelmeeres; in Algier scheint sie zu fehlen (Ascherson). Man verwendet die an der Sonne getrockneten Blätter zum Verpacken und besonders an den Nordseeküsten zum Ausstopfen von Polstern und Matratzen, weshalb *Z. marina* bisweilen auch Matratzen-Seegras genannt wird.

Z. nana, die kleinste unter den 6—7 Arten der Gattung, kommt an allen europäischen Küsten mit Ausnahme der nördlichen vor; sie reicht in der Ostsee bis zum 58.° n. Br. und findet sich an den Ufern des atlantischen Ozeanes bis zu den Kanarischen Inseln, an allen Küsten des Mittelmeeres, des Schwarzen und Kaspischen Meeres.

Die beiden Arten sind sehr ausgeprägt und konstant; ausser der var. *angustifolia* Aschers. u. Graebn. von *Z. marina*, die aber wahrscheinlich ein Bastard von *marina* und *nana* ist. scheinen die Botaniker niemals der Beachtung werte Varietäten aufgestellt zu haben.

Keimung. Die Frucht von *Zostera marina* ist eine eiförmig-zylindrische Schliessfrucht, welche wahrscheinlich von Fischen verbreitet wird (119, 120). Nach einem mehr oder weniger langen Liegen auf dem Grunde des Gewässers öffnet sich die dicke und harte Fruchtwand infolge des von dem Embryo ausgeübten Druckes, da dieser in der Mikropylengegend etwas zu wachsen begonnen hat. Nach Jensen (93) bildet sich dann im Samen eine Schleimschicht aus, deren Aufschwellen die vollständige Öffnung der Frucht durch Aufreissen herbeiführt und den Samen zur Keimung in Freiheit setzt. Der schildförmige Körper, welcher am unteren Ende des Hypokotyls vorhanden ist (vgl. S. 528), entwickelt bei der Keimung eine grosse Menge von Wurzelhaaren, mit deren Hilfe sich der Keimling am Boden befestigt; das kleine zapfenartige Gebilde, in welches dieser schildförmige Körper an seinem Ende ausläuft und welches als Anlage einer Hauptwurzel angesehen wird, wächst bei der Keimung nicht weiter, dagegen brechen am Grunde des Kotyledon, welcher eine Scheide und eine kleine Spreite besitzt, die ersten zwei Adventivwurzeln hervor (154). In den dänischen Meeren finden sich nach Ostenfeld (a. a. O.) Keimlinge sehr selten, da die vegetative Vermehrungsweise anscheinend bei weitem die häufigste ist.

Verzweigung. Der Stengel von *Zostera marina* und *Z. nana* besteht aus einem bis über 30 cm langen, kriechenden, mit zweizeilig alternierenden, bescheideten Blättern besetzten, am Boden wurzelnden, und aus einem freien, aufrechten, die Inflorescenzen tragenden Teile; die kriechende Achse ist in ihrer ganzen Ausdehnung monopodial (46, 135). Die Grundachse von *Z. marina* setzt sich aus kurzen, nur 1—2 cm langen, dicken Internodien von heller oder dunkler braungelber Farbe zusammen, und ist mehr oder weniger zusammengedrückt und zerbrechlich (Fig. 275); die Blätter sind derartig inseriert, dass ihr Mittelnerv sich in der Mitte einer der abgeflachten Seiten befindet; die Sprossspitze ragt bogenförmig frei in das Wasser auf, und da die Internodien hier noch kurz sind, so sitzen die jungen Blätter büschelförmig beisammen. Einige Knoten tragen einen Seitenzweig, welcher wie seine Abstammungsachse kriechend und vegetativer Natur ist,

---

[1]) Britton and Brown, Illustrated Flora of the Northern United States etc. Vol. I, 1896, S. 82.

die Mehrzahl der in den Blattachseln angelegten Verzweigungen abortiert jedoch von Anfang an. Die Achselknospen der Blätter sind um eine ganze Internodienlänge verschoben und kommen deshalb an den Grund des folgenden Blattes, aber auf die dem Blatte entgegengesetzte Seite der Achse zu stehen. Die Grundachse stirbt bei *Z. marina* in ihrem hinteren Teil bald, vielleicht schon vom Ende der ersten Vegetationsperiode an, ab, bei *Z. nana* tritt dies erst später ein. In jedem Fall stirbt die Grundachse von hinten her fortschreitend ab, und die mehr oder weniger rechtwinkelig von ihr ausgehenden sekundären Achsen lösen sich schnell ab, wodurch in sehr wirksamer Weise eine vegetative Vermehrung erreicht wird.

Der blühbare Stengel bildet eine direkte Verlängerung der monopodialen Grundachse; er richtet sich senkrecht empor und trägt kürzere Blätter als der kriechende Stengel, seine ersten Internodien sind länger, schlanker, mehr zusammengedrückt und biegsamer als die der Grundachse; ihre Länge erreicht 10—20, selbst bis 50 cm. Der blühbare Stengel verzweigt sich und jeder Zweig produziert Blüten; diese Zweige tragen ihrer Achse adossierte, d. h. in dem Winkel zwischen dem Zweige und der Hauptachse stehende Vorblätter. Der genau in

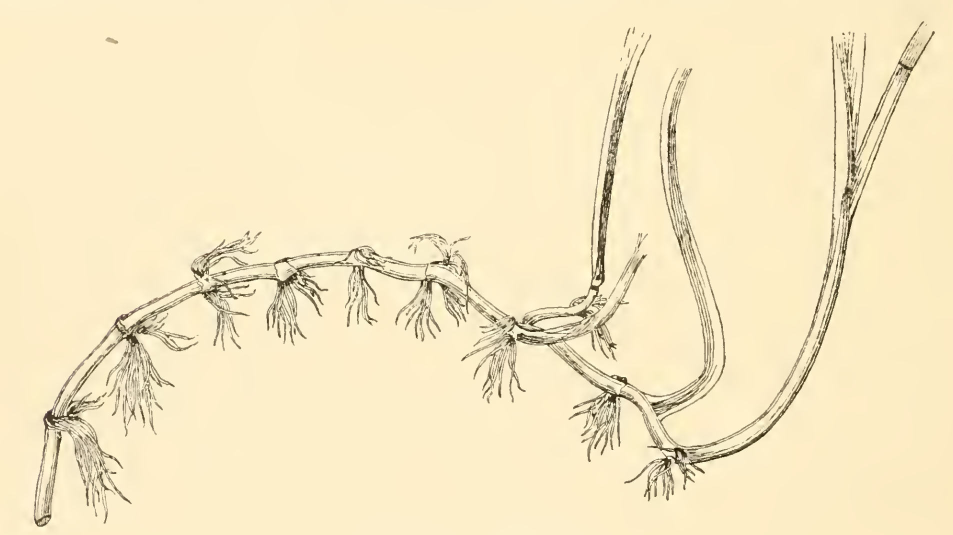


Fig. 275. *Zostera nana.*
Stück einer Grundachse, ca. 1 : 2. (Nach Warming.)

der Achsel eines Blattes und über dessen Mittelnerven entstehende Blütenzweig ist ähnlich wie an der Grundachse, aber um so weniger nach oben verschoben, je höher man am Stengel hinaufsteigt; er ist mit der Hauptachse auf eine Strecke von höchstens einigen Zentimetern verwachsen, und zwei seitliche Furchen bezeichnen die Verwachsungsstelle. Bei *Z. nana* findet dieselbe Art der Verwachsung statt.

Der aufrechte Stengel trägt also jedem Blatt entsprechend je einen Blütenzweig; aber infolge seiner Verwachsung mit der Hauptachse steht dieser Zweig an der erwachsenen Pflanze nicht in der Achsel seines Tragblattes. Ausserdem schlagen die Blütensprosse gegen die Basis zu vollständig fehl und hinterlassen nur unterhalb des oberen Knotens eine Spur; es handelt sich hier, wie der anatomische Befund beweist, um ein kongenitales Fehlschlagen (135). Im übrigen wird jeder der an der aufrechten, monopodialen Achse entstandenen Zweige zum Träger einer sympodialen Infloreseenz von Blütenähren, welche bei *Z. marina* bis zu 10 vorhanden sein können (Fig. 283 A). Auch bei *Z. nana* wird die Ver-

zweigung zur Zeit der Anlage von Inflorescenzen sympodial, aber hier endet der Hauptstengel selbst bisweilen in eine endständige Ähre (Fig. 276).

Die Grundachse entwickelt sich in einer sehr geringen Tiefe (2—3 cm) unter der Oberfläche des Bodens; wenn die Grundachsen infolge von besonderen Umständen, wie durch natürliche Überschüttung mit Sand oder durch die Arbeit von *Anneliden* (*Arenicola* Lam.) in tieferen Boden geraten, so führen sie eine Krümmung aus, mit der sie sich wieder in das normale Niveau erheben (127).

Der anatomische Bau der Stengelorgane bietet interessante Eigentümlichkeiten. Der elliptische Querschnitt der Grundachse von *Z. marina* zeigt einen axilen Zentralzylinder und im Rindenparenchym zwei isolierte, im grösseren Durchmesser des Querschnittes liegende Gefässbündel. Unterhalb einer aus kleinen polyedrischen Zellen bestehenden Epidermis mit sehr zarter Cuticula ist zunächst ein äusseres, dichtes Rindenparenchym ohne Intercellulargänge angeordnet, welches nach aussen mehr oder weniger kollenchymatische Beschaffenheit hat und von zahlreichen unregelmässigen Strängen weisser Fasern durchzogen wird; das darunter liegende lockere Parenchym zeichnet sich durch grosse lufthaltige Lücken aus (Fig. 277). Die Endodermis ist sehr deutlich, der Zentralzylinder sehr eng. Der Holzteil beschränkt sich auf einen grossen zylindrischen, axilen Kanal, das Überbleibsel eines Gefässes, und auf vier peripherische, mehr oder weniger zusammengedrückte Gänge (135). Der Bast enthält gegen die Peripherie einige symmetrisch angeordnete Siebröhren mit zahlreichen Siebplatten in den Wandungen; sie stellen acht Bündel dar, von denen vier bereits am Scheitel der Vegetationsspitze angelegt werden, die vier mit ihnen abwechselnden später entstehen (135). Die beiden Rindengefässbündel durchziehen das ganze Internodium der Länge nach: es sind die Blattspuren. Nichts in diesem Bau deutet

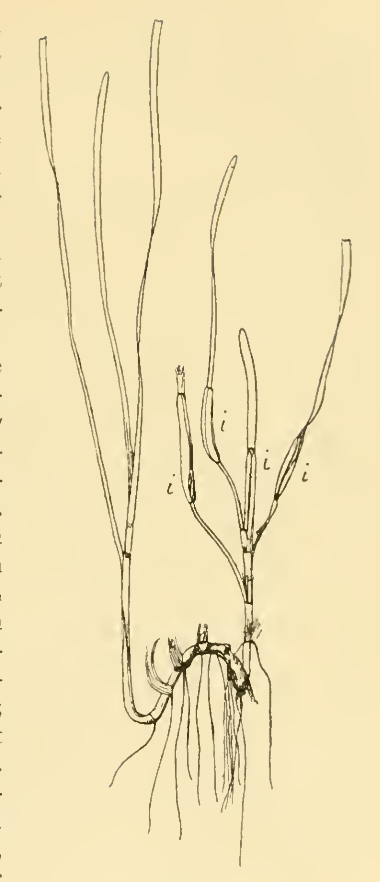


Fig. 276. *Zostera nana.*
Stück einer blühenden Pflanze, etwas verkleinert.
i i Blütenstände. (Nach Warming.)

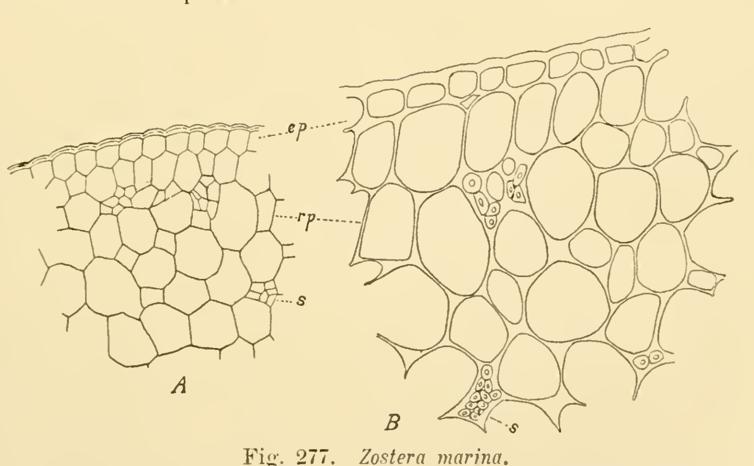


Fig. 277. *Zostera marina.*
A Stück eines Querschnittes aus einer jungen, B aus einer alten Grundachse; ep Epidermis, rp Rindenparenchym, s Baststränge. 200 : 1. (Orig. Flahault.)

die Verwachsung zwischen Hauptachse und Zweig an, sie ist vollständig unterdrückt. Die mit dem entwickelten Seitenzweig verwachsenen Internodien des aufrechten Stengels besitzen einen verdoppelten, aber von einer gemeinsamen Endodermis umschlossenen Zentralzylinder; nie ist er in zwei selbständige Zentralzylinder geteilt.

In der Grundachse von *Z. nana* besitzt der Zentralzylinder nur vier Bastbündel (Fig. 278), ausserdem sind die zwei Rindenbündel wieder vorhanden; an den aufrechten, zusammengewachsenen Zweigen ist die Vereinigung weniger vollständig als bei *Z. marina*: es treten hier zwei gleiche benachbarte, aber voneinander durch eine oder mehrere Lagen von Parenchym getrennte Zentralzylinder auf. Die Selbständigkeit der Sprosse ist also hier deutlicher als bei *Z. marina*.

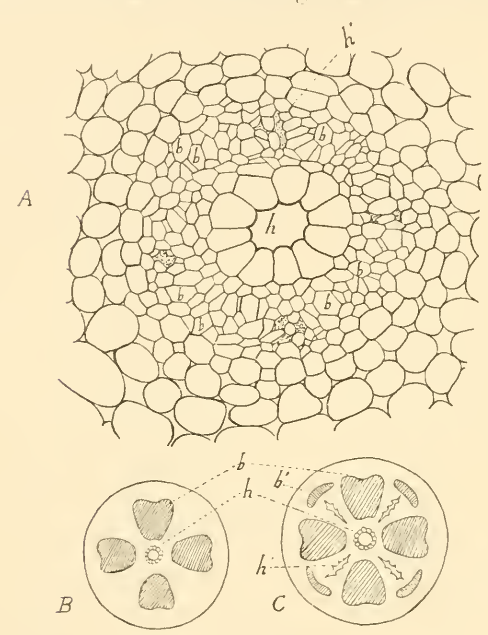


Fig. 278. *Zostera nana*.
Zentralzylinder der Grundachse.
A Querschnitt, 240 : 1; b Siebröhren, h' Lücken der Holzgefässe punktiert, h zentraler Holzgang. B Schematischer Querschnitt eines jungen, C eines erwachsenen Zentralzylinders; b primärer, b' sekundärer Bast, h primäres, h' sekundäres Holz. (Nach Sauvageau.)

B l ä t t e r. Bei der Keimung folgen auf den Kotyledon sogleich abwechselnde zweizeilige Laubblätter, und die beiden Blattreihen stehen rechts und links an der wagerechten monopodialen Grundachse (154). Das Vorblatt, womit jeder Zweig beginnt, ist adossiert (*Z. marina*), und viel kürzer als die übrigen Blätter. Die zum ersten Mal von I r m i s c h (88) beobachteten „Squamulae intravaginales“ finden sich an der Basis der Laubblätter wie auch der Vorblätter, und zwar in der Anzahl von 2—4 bei *Z. marina*; sie werden vom Stengel hervorgebracht und hängen mit dem Blatte nicht zusammen; ihre morphologische Bedeutung lässt sich schwer feststellen (136; vgl. auch S. 417); bei *Z. nana* sind ihrer zwei vorhanden (38).

Die bandförmig verlängerten vegetativen Blätter sind bei *Z. marina* 3 bis 8 mm breit und bis über 1 m lang, bei *Z. nana* 1—2 mm breit, 30—80 cm, manchmal auch weniger, lang. Die den Stengel umgebende Blattscheide ist bei *Z. marina* bis zur Spitze völlig geschlossen, 20—35 cm lang, am Gipfel mit einer kleinen parenchymatischen Ligula (einer offenen Stipula adnata nach G l ü c k) versehen. Bei *Z. nana* ist die Blattscheide ihrer ganzen Länge nach offen und geht am oberen Ende der Ligula in zwei kleine Öhrchen aus (136, 66). Die ersten an den Zweigen von *Z. marina* entwickelten Blätter sind schmal und kurz, später werden sie, besonders an der Hauptachse, breiter und sehr lang; die parallelen, untereinander anastomosierenden, aber sich nicht zerteilenden Nerven zeigen in ihrem Verlauf durch die Länge desselben Blattes keine Änderung ihrer Anzahl, aber je nach der Breite der Blätter wechseln sie von 5—9. Die Querverbindungen der Nerven ziehen sich durch die bei durchfallendem Lichte sichtbaren Querscheidewände. An der Blattspitze vereinigen sich die Nerven durch bogenförmige Verbindungen, mit Ausnahme des Mittelnerven, der sich an seinem Ende etwas erweitert und öffnet, um dank einer tatsächlichen Ablösung von

Epidermiszellen am Scheitel mit dem umgebenden Wasser in Kommunikation zu treten (Fig. 279); das Vorblatt der Zweige besitzt diese Öffnung an der Spitze nicht (136).

Die Blattspreite (von *Z. marina*) ist in der Mitte dicker als an den Rändern. Die aus kleinen polyedrischen Zellen gebildete Epidermis ist von einer dünnen Cuticula überzogen, ihre Zellen sind mit Chlorophyllkörnern erfüllt, die übrigens auch in allen Zellen des Blattparenchymes vorhanden sind. Die Gefässbündel werden von parenchymatischen, mit wenig umfangreichen Lücken durchzogenen Wänden gehalten; zwischen den Gefässbündeln ist das Parenchym durch sehr grosse Luftlücken unterbrochen, welche langgezogen, mehr oder weniger gegabelt und ineinander mündend sind und durch parenchymatische, nur eine Zellschicht dicke Wände voneinander getrennt werden. Stränge von 1—12 verdickten, mit Zellulosewänden versehenen Sklerenchymfasern sind in dem subepidermalen Parenchym und rings um die Gefässbündel angeordnet. Letztere haben einen einfachen Bau, ihre auf 1—2 Spiral- oder Netzgefässe reduzierten Holzelemente sind vergänglich, der Bast besteht aus einer Masse von engeren Zellen; gegen die Blattspitze hin wird der Holzteil nur von einigen parenchymatischen Zellen

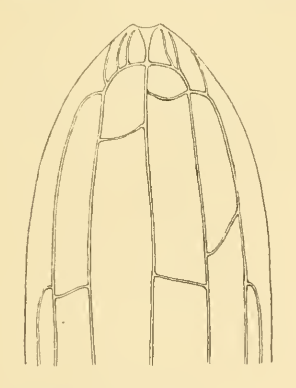


Fig. 279. *Zostera marina.* Spitze eines erwachsenen Blattes mit der Öffnung am Scheitel. 3 : 1. (Nach Sauvageau.)

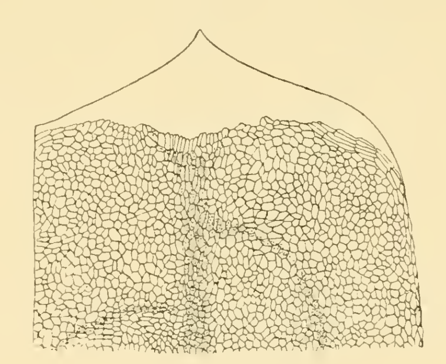


Fig. 280. *Zostera nana.* Spitze eines erwachsenen Blattes; Mittel- und Seitennerven schattiert. Die obere Linie gibt die Form der Spitze eines jungen Blattes an. 60 : 1. (Nach Sauvageau.)

ohne irgend welche Wandverdickung, die sie als Tracheïden kennzeichnete, gebildet. Die Blattspreite trennt sich mehr oder weniger spät von der Scheide unterhalb der Ligula infolge einer leichten Spaltung der Zellen der Spreite in dieser Höhe; auf diese Weise werden im Herbst die langen Spreiten der Sommerblätter abgeworfen, und sie bilden nun die bekannten grossen Massen von im Wasser treibendem Seegras.

Die Blätter von *Z. nana* haben nur drei Nerven, der mittlere setzt sich bis in die leicht ausgeschweifte Blattspitze fort, nachdem sich die beiden seitlichen durch eine bogenförmige Krümmung mit ihm vereinigt haben (Fig. 280). Die Ausrandung an der Spitze rührt von einer nachträglichen Abstossung von Zellen her, die Spitze des jungen Blattes ist vollkommen abgerundet.

Bewurzelung. Die Grundachse von *Z. nana* bildet an den Knoten Gruppen von nur 2—3 Nebenwurzeln, die von *Z. marina* erzeugt an jedem Knoten gleichzeitig zwei Gruppen von 6—8 Nebenwurzeln, welche einander an der Rückenseite des Blattes genähert sind; die aufeinander folgenden Wurzelbüschel stehen abwechselnd, wie die Blätter. An den Knoten des Blüten-

stengels entwickeln sich solche Wurzeln wenig oder gar nicht. Die Wurzeln bleiben schlank-zylindrisch und einfach, sie sterben, wie die hinteren Partien der Achsen, zeitig ab in dem Masse, wie diese an ihren vorderen Teilen weiterwachsen. An der Spitze umhüllt eine sehr umfangreiche Wurzelhaube die ganze Wurzel.

Was den anatomischen Bau der Wurzel betrifft, so wird die Haare tragende Schicht von radial verlängerten Zellen mit dünnen Wänden gebildet; die in Wurzelhaare auslaufenden Zellen besitzen dickere, zwischen die darunter liegenden Parenchymzellen sich eindrängende Wände; die Korklage könnte eher als Exoderm (Vuillemin) bezeichnet werden, sie dient als Schutzorgan, wie die Endodermis, deren gelbbraune Färbung und Ausstattung mit einer dunkleren, allein verholzten Mittellamelle sie teilt, im übrigen haben ihre Zellen Zellulosewände. Die Rinde besteht aus drei getrennten Schichten: einer äusseren kollenchymatischen zwei- bis dreireihigen, einer mittleren, die aus 2—3 durch grosse Lücken voneinander getrennten Zellen be-

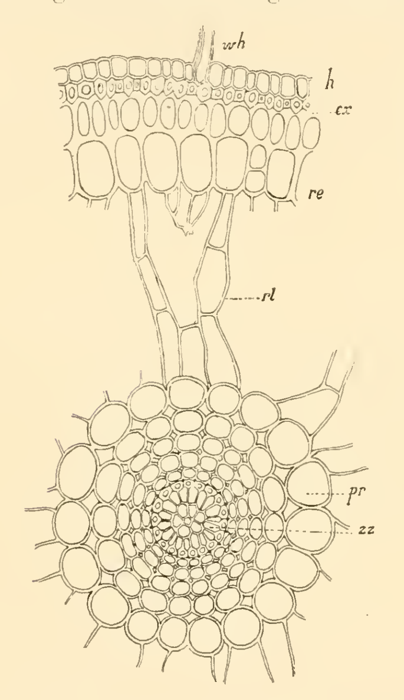


Fig. 281. *Zostera marina.*
Teil des Querschnittes durch eine ältere Wurzel.
wh Wurzelhaar, h die haartragende Schicht, ex Exoderm, re Aussenrinde, rl Luftlücken führende Rindenschicht, pr Perizykel, z z Zentralzylinder. 200 : 1. (Orig. Flahault.)

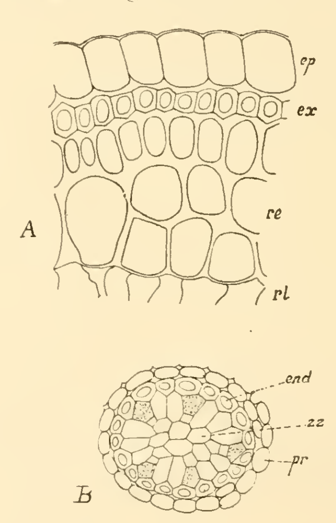


Fig. 282. *Zostera nana.*
Aus dem Wurzelquerschnitt.
A Rinde; ep haartragende Schicht, ex Exoderm, re Aussenrinde, rl Luftlücken führende Rindenschicht. B Zentralzylinder, end Endodermis, pr Perizykel, die Siebröhren punktiert. 260 : 1. (Nach Sauvageau.)

steht, und einer inneren Parenchymschicht aus 3—5 Lagen von rundlichen, in radiale und konzentrische Reihen angeordneten Zellen (Fig. 281). Der Zentralzylinder ist ausserordentlich einfach gebaut: das Perizykel bildet allein das verbindende Gewebe, inwendig findet man 3—9 Leitzellen ohne stickstoffhaltigen Inhalt, von weisser, glänzender Farbe und geringer Grösse, ohne Spur von Verholzung oder gefässartiger Ausbildung (134). In den Wurzeln von *Z. nana* zeigen Exoderm, Endodermis und Zentralzylinder denselben Bau wie bei *Z. marina*, aber die innere Rindenschicht besteht hier, wie bei *Potamogeton*, aus einer einzigen regelmässigen Lage von schwach verdickten Zellen (Fig. 282). Bemerkenswert ist, dass das mechanische System weniger entwickelt ist als bei den *Potamogeton*-

Arten des stehenden süssen Wassers, und besonders dass man kein Sklerenchymbündel findet.

Schutzmittel. Im allgemeinen verdanken die langen Blätter der *Zosteren* ihren Zellulosefaserbündeln eine hinreichende Festigkeit, ohne dass die Biegsamkeit beeinträchtigt wird, die Grundachsen sind jedoch zart und leicht zerbrechlich und die Wurzeln wenig geschützt. Hiermit dürfte es im Zusammenhang stehen, dass die beiden *Zosteren* unserer Küsten selten an von unruhiger See getroffenen Ufern vorkommen, sondern in ruhigem Wasser an Standorten leben, wo Strömungen und Wellenschlag ausserordentlich abgeschwächt sind.

Blütenstand. Bei *Z. nana* und *Z. marina* bildet das System der Blütensprosse ein Sympodium, welches sich bei *Z. marina* zu einem breiten Fächer von 1—2 m Länge mit 20—60 Ähren entwickelt. Die Ähren legen sich mit ihrer Oberseite nach oben ganz auf das Wasser; der Blütenstand ist nicht gestielt, sondern der von Roth beschriebene angebliche Stiel ist ein von der Ähre abgeschlossenes Internodium (Fig. 283 A). Das erste Blatt des Blütenzweiges ist das Vorblatt an seiner Basis, das zweite, die Spatha, besitzt eine den Blütenstand umhüllende Scheide, eine Ligula und eine Spreite — Teile, welche denselben Bau wie bei den vegetativen Blättern zeigen, nur dass die Scheide hier immer freie Ränder besitzt. Das untere abgeflachte Internodium wird durch die Verwachsung zweier Zweige von verschiedener Ordnung gebildet, das obere, ebenfalls abgeflachte ist die in der Spatha eingeschlossene Ähre.

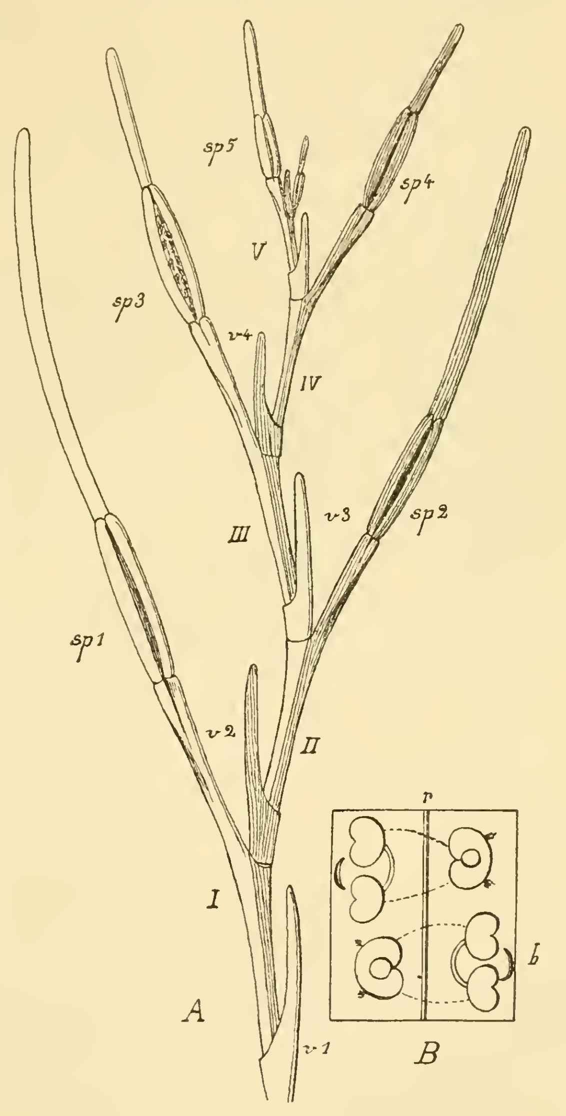


Fig. 283. *Zostera marina.*
A Schema des Sympodiums; I, II, III u. s. w. die aufeinander folgenden Sprossgenerationen, abwechselnd schraffiert und weiss gelassen, v_1 v_2 u. s. w. die Vorblätter, sp_1 sp_2 u. s. w. die Spathablätter der Sprosse. B Grundriss eines Teiles der Ähre mit 2 Blüten, r Mittelrippe, b Retinacula. (Nach Eichler.)

Die Blüten von *Z. marina* erscheinen im Mittelmeer von Ende Februar ab und sind besonders im April bis Juni häufig, an den Küsten der Bretagne entwickeln sie sich bis zum September, an der Nord- und Ostsee fällt die Blütezeit in den Juni bis zum Herbst, aber die letzten Blüten reifen hier nach Ostenfeld (a. a. O.) ihre Früchte nicht mehr. Übrigens ist es nicht nach-

gewiesen, dass unsere *Zosteren* an allen Standorten in jedem Jahre blühen. An den bretonischen Küsten, wo *Z. marina* die untere Grenze der mittleren Ebbe erreicht und dort meistens von mehrere Meter hohem Wasser bedeckt wird, scheint sie unter diesen Bedingungen sehr wenig oder gar nicht zu blühen. Ob sie noch in den tiefen Wässern der dänischen Belte und in den schleswigschen Buchten blüht, erscheint zweifelhaft; die vegetative Vermehrung kann in solchen Fällen die geschlechtliche Fortpflanzung ersetzen.

Die Blütenähre von *Z. marina* und *Z. nana* ist abgeflacht, einseitig ausgebildet, mit leicht nach vorn gebogenen Rändern versehen; sie trägt die Blüten auf der vorderen Seite und wird von der Spatha umschlossen, die sich oberhalb

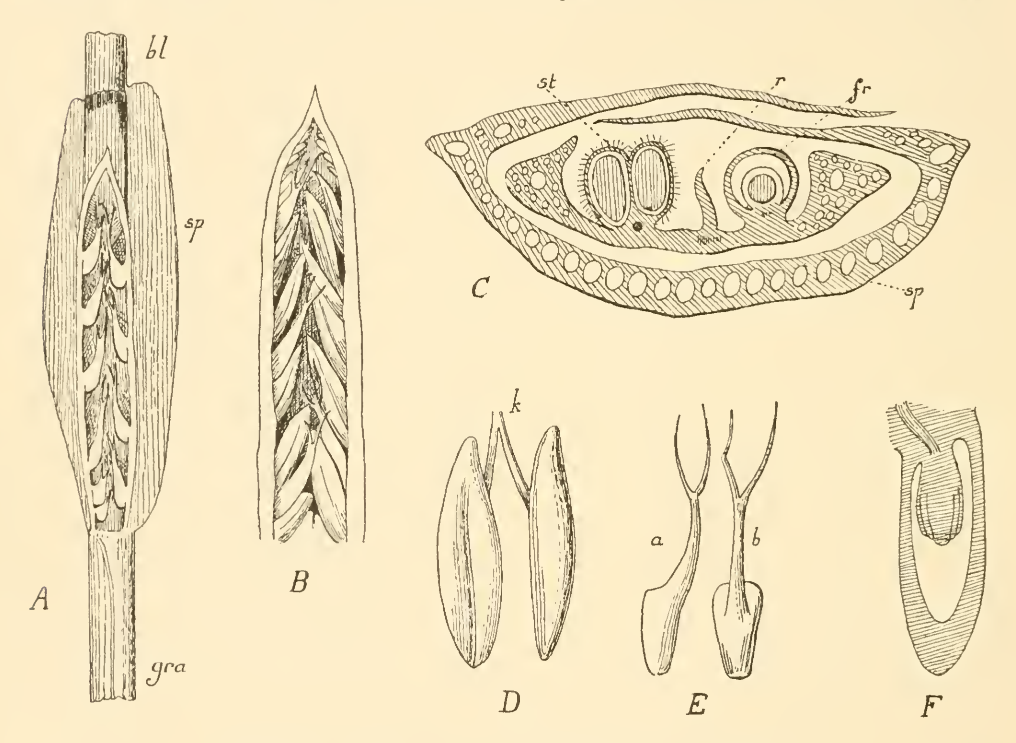


Fig. 284. *Zostera marina.* Blütenstände und Blüten.
A Blütenähre, von der Spatha sp umschlossen; gra Achse, bl das über die Ähre hinaus verlängerte Blatt. B Isolierte Blütenähre, die abwechselnd rechts und links gestellten Staubblätter und Stempel zeigend. C Querschnitt durch eine junge, von der Spatha sp eingeschlossene Ähre, st ein Staubblatt, fr ein Fruchtknoten, beide durch die Mittelrippe r getrennt. D Staubblatt, in 2 Hälften getrennt, welche durch das gespaltene Konnektiv k miteinander verbunden sind. E Stempel, a von der Seite, b von vorn gesehen. F Längsschnitt durch ein Fruchtblatt mit der hängenden Samenanlage. (Orig. B. Collin.)

der Ähre in eine mehr oder weniger verlängerte Spreite fortsetzt und an ihrer Basis zwei kleine Squamulae intravaginales trägt (Fig. 284).

Scheinbar besteht jede Blüte aus 2 Staubblättern und 1 Karpell, welche einander gegenüber zu beiden Seiten einer grünen, parenchymatischen, die Ähre der Länge nach durchziehenden Rippe angeordnet sind. Die Ähre, nach Engler (46) eine indeterminierte Achse, kann bei *Z. marina* bis zu 12, bei *Z. nana* nur bis 6 Blüten tragen. Letztere stehen zweizeilig. Ob sie als zwitterig zu bezeichnen sind oder nicht, ist schwer zu sagen; die männlichen und weiblichen Organe sind rechts und links von der parenchymatischen Mittelrippe in zwei Längsreihen angeordnet (Fig. 284 B, C), welche an ihren Rändern noch einen nackten, von den

Rändern der Spatha bedeckten Saum frei lassen. An der Aussenseite, d. h. an den Rändern der Ähre, aber eng an die männlichen und weiblichen Organe anschliessend, beobachtet man sehr kleine Spitzen, die „Retinacula" Cavolini's (26), deren Stellung nicht genau bestimmt zu sein scheint; bei *Z. nana* sind sie recht zahlreich, spärlich bei *Z. marina*, wo sie aber doch niemals gänzlich zu fehlen scheinen (38). Die Blüten entwickeln sich an der Ähre in akropetaler Reihenfolge und bestehen nur aus Staubblättern und Fruchtblättern ohne Spur einer Blütenhülle. Anfangs ist jede Anthere, die mit ihrem Rücken an der Oberseite der Ähre eingefügt ist, ungeteilt und steht einem durch die Mittelrippe von ihr getrennten Fruchtblatt gegenüber, später rücken die beiden Antherenhälften an beide Seiten des zweigabeligen und eine Art von mit der Achse verwachsendem Konnektiv bildenden Staubfadens auseinander. Dadurch erhält man scheinbar zwei Antheren gegenüber von jedem Fruchtblatt. Die so gebildeten Halbantheren sind je nach ihrer Länge in 2—3 Fächer geteilt oder einfächerig. Der Fruchtknoten wird aus einem einzigen Karpell gebildet, welches nur mit einem Punkt über der Mitte seiner Rückseite der Vorderseite der Achse eingefügt ist, die Naht steht gegen den Mittelnerv; das Karpell enthält eine einzige hängende, fast gerade Samenanlage mit zwei sehr dünnen Integumenten, und trägt einen fadenförmigen Griffel mit zwei an dessen Ende stehenden dünnen Narbenästen.

Was soll man hier als Einzelblüte auffassen? Eichler (43) gibt keine Entscheidung, er ist mit Ascherson (12, 40) geneigt anzunehmen, dass jede aus einem Karpell und einem Staubblatt gebildete Gruppe einer Blüte entspricht (Fig. 283 B); dann würden die Retinacula deren mehr oder weniger verkümmerte Hochblätter sein. Jedenfalls ist die Deutung der *Zostera*-Blüte schwierig und man ist in dieser Hinsicht mit Recht sehr zurückhaltend.

Die Infloresccnz von *Z. nana* unterscheidet sich von der von *Z. marina* nur durch die oben bereits erwähnten Einzelheiten; die Antheren sind violett, auch das Karpell mehr oder weniger violett gefärbt. Im Mittelmeer findet man *Z. nana* gegen Ende des Frühlings, vom Mai bis Juni, in Blüte; in der Nord- und Ostsee hat sie dieselbe Blütezeit wie *Z. marina*.

Die Entwicklung der Anthere und der Pollenmutterzellen ist bei *Z. marina* im wesentlichen dieselbe wie bei den übrigen Monokotylen, die Pollenmutterzellen verlängern sich aber frühzeitig in radialer Richtung; sie besitzen einen grossen Kern und isolieren sich voneinander. Ihre Weiterentwicklung ist langsam, die Mutterzelle teilt sich zweimal nacheinander in der Längsrichtung, die vier Pollenzellen trennen sich und ihr Kern teilt sich, wie bei den übrigen Angiospermen, in einen vegetativen und einen generativen Kern. Das reife Pollenkorn kann eine Länge von 2 mm bei 8 μ Dicke erreichen, es ist also 250 mal so lang als dick. Der Embryosack zeigt die gewöhnliche Struktur, mit zwei Synergiden und drei Antipoden (126).

Die Bestäubung geht unter Wasser vor sich, und der merkwürdige Bau des Blütenstandes und der Einzelblüten zeigt die ausgeprägteste Anpassung an Hydrogamie, die bei einer Blütenpflanze überhaupt vorkommt. Sie hat Delpino (32. II 1. S. 177), dem wir die erste ökologische Beschreibung der Bestäubung von *Z. marina* verdanken, Veranlassung zu der geistreichen Auffassung der *Zostera* als einer dem Leben im Meerwasser angepassten Aroidee gegeben. Die Antherenhälften, deren Wandung keine Faserschicht aufweist, öffnen sich durch je einen extrorsen Längsspalt und lassen die Pollenkörner alle auf einmal als weisse, flockige, im Wasser sich schnell verteilende Masse austreten. Die Pollenzellen sind wurmförmig, mehr oder weniger spiralig gebogen und besitzen gar keine Exine. Die Entwicklungsfolge der Geschlechtsorgane ist so, dass am ganzen Blütenstande zuerst die Pistille und nach deren Befruchtung die Staubblätter abblühen, und durch diese Protogynie (oder, wenn man die männlichen und weib-

lichen Organe als Einzelblüten auffasst, Metandrie) wird natürlich Fremdbestäubung herbeigeführt. Sobald die Spatha der Länge nach klafft, treten aus dem Spalt die langen Narbenäste ca. 3 mm weit hervor und fangen die im Wasser umhertreibenden Pollenkörner älterer Blütenstände auf, wobei diese sich oft spiralig um die Narben winden; nachher sterben die Narbenäste ab und fallen oft von den stehen bleibenden Griffeln herunter. Alsdann erst öffnen sich in akropetaler Reihenfolge die Antheren. Der Bestäubungsvorgang von *Z. nana* stimmt vermutlich mit dem von *Z. marina* überein, da der Bau des Blütenstandes und der Blüten im wesentlichen der gleiche ist.

Die Pollenkörner wachsen auf der Narbe an dem einen Ende in einen gleich dicken Pollenschlauch aus (28), welcher in den an der Spitze geöffneten Griffelkanal eindringt (85); die Befruchtung im Embryosack scheint sich in derselben Weise wie bei allen übrigen Angiospermen abzuspielen (126). Gewöhnlich entwickelt sich kaum die Hälfte der Pistille zu Früchten. Der mit einem Suspensor versehene Embryo wächst schnell heran und füllt sich mit Stärke, besonders das Hypokotyl erfährt eine bedeutende Ausbildung (Goebel) und speichert Bildungsstoffe auf; beim Heranwachsen des Embryo und seines Suspensors werden die von Anfang an wenig zahlreichen Endospermzellen verdrängt und verschwinden schliesslich.

Fig. 285. *Zostera marina.* Frucht und Samen.
A Frucht, a ihre Ansatzstelle, gr Griffel. B Frucht geöffnet, s Samen. C Embryo, längs durchschnitten, s Embryoträger, g Gefässbündel, sch Schildchen, k Kotyledon. D Querschnitt durch den Embryo, sch u. k wie in C. (A, B, D nach Le Maout et Decaisne, C nach Rosenberg.)

F r u c h t u n d S a m e. Die Früchte von *Z. marina* reifen im Mittelmeer vom Juni an, in den dänischen Meeren findet man nach Ostenfeld (a. a. O.) die ersten reifen Früchte anfangs August; Rosenberg hat sie an den Küsten von Norwegen im Herbst gesammelt. Sie sind von zylindrischer Gestalt, durch den Griffel geschnäbelt und mit einer dünnen, aber festen Fruchtwand versehen (Fig. 285). Sie enthalten einen Samen, dessen derbe Schale mit schwachen Längsrippen ausgestattet ist und dessen Kern nur aus dem länglich-zylindrischen Embryo besteht. Nach Rosenberg (126) ist an diesem keine Spur von Haupt- und Adventivwurzeln vorhanden; Raunkiär (154, S. 125) beschreibt dagegen den Keimling folgendermassen. Das untere Ende der langen, dünnen, zweimal gebogenen, hypokotylen Achse ist zu einem ziemlich grossen, dicken, schildförmigen Körper entwickelt, an dessen Unterseite sich bei der Keimung eine grosse Menge Wurzelhaare bilden; diesen Körper kann man vermutlich für homolog mit dem knollenförmigen Hypokotyl bei *Ruppia* und dem untersten, angeschwollenen Teil des Hypokotyls bei *Potamogeton* und *Zannichellia* ansehen. Der Rand des schildförmigen Körpers, welcher mit der Oberseite nach innen gerollt ist, umschliesst den dünnen Teil des Hypokotyls und den Kotyledon, seine Mittelpartie läuft an dem gegen die Mikropyle gewendeten Ende in einen kleinen Zapfen aus, der

vermutlich eine rudimentäre, nicht weiter wachsende Hauptwurzel ist. Die zwei ersten Adventivwurzeln brechen am Grunde des mit einer Scheide und einer kleinen Spreite ausgestatteten Kotyledon hervor. Die dünne Fruchtwand besteht auf der gegen die Ährenachse gewendeten Seite der Frucht aus 4—5 Zellschichten, während sie auf der entgegengesetzten Seite, wo sie sich später öffnet, nur von zwei Zellschichten gebildet wird. In Übereinstimmung damit, dass der Same einige Zeit nach dem Reifen der Frucht frei wird, ist die Samenschale, welche aus dem äusseren Integument hervorgeht, verhältnismässig dick und hart; ihre Längsrippen werden durch die hervorragenden radialen Längswände der in regelmässige Reihen gestellten, ziemlich grossen Epidermiszellen gebildet, deren Aussenwände eingefaltet sind. Unter der Epidermis liegen 4—6 Schichten von ziemlich dickwandigen Zellen (154). Die Früchte werden von verschiedenen Fischen (z. B. Muränen) gefressen und wahrscheinlich durch sie verbreitet (119, 120). Die Blütensprosse brechen im Herbst von der Pflanze ab (Ostenfeld, a. a. O.).

Die Samenschale von *Z. nana* zeigt keine Längsrippen.

5. Gattung. **Cymodocea** Koenig.

(Bearbeitet von Ch. Flahault.)

26. Cymodocea nodosa Aschers.

Von den 7 Arten der Gattung *Cymodocea* kommt in Europa nur *C. nodosa*, und zwar im Mittelmeer und den benachbarten Teilen des atlantischen Ozeans, vor. Sie findet sich in Spanien an den Mittelmeerküsten und an den atlantischen bis nach Cadix im Norden, auf der andern Seite ist sie bis zu den Kanarischen Inseln und Senegambien verbreitet; sie wächst ferner an allen Mittelmeerküsten Frankreichs, Italiens mit Einschluss der Adria, Griechenlands, sowie an den Küsten Kleinasiens und Nordafrikas. Unser Gebiet berührt sie im Meerbusen von Triest und an den istrianischen Küsten nebst den Quarnero-Inseln.

C. nodosa gedeiht nur im Meerwasser und geht bei uns[1]) nicht, wie die *Zostera*-Arten, in die Lagunen; sie bevorzugt geschützte Buchten, Häfen und Rheden, meidet aber auch den tiefen, sandigen Grund dem Meere offener Küsten nicht. In Frankreich ist sie häufig im Golf de Lion von Collioure bis Aigues-Mortes, im grossen Hafen von Toulon, im Schutz der Hyerischen Inseln und in den Umgebungen von Cannes und Antibes.

C. nodosa wächst in verschiedener Tiefe, doch anscheinend nicht tiefer als etwa 3 m hinabgehend, und bildet oft grössere Bestände, häufig mit *Zostera nana* und an der unteren Grenze mit *Z. marina* gemischt. Nicht selten findet sie sich in Gesellschaft von *Posidonia oceanica* und von dieser insofern abhängig, als ihre dünnen Grundachsen zwischen den dicken Stöcken der *Posidonia* kriechen. Indessen ist *Cymodocea* doch mehr auf die geringeren Tiefen beschränkt, denn wir haben ihre Grundachsen niemals zwischen solchen *Posidonien* angetroffen, die an den felsigen Küsten Roussillons aus einer Tiefe von 6—8, oder sogar 12 m gezogen wurden. Dagegen kann man die Exemplare von *C. nodosa* nicht selten mit der Hand erreichen, und wenn, wie es an der Nordküste des Mittelmeeres nicht selten, besonders im Winter vorkommt, 8, 10 und 15 Tage anhaltende Nordwinde den Spiegel des Meeres bedeutend erniedrigen, so kann man *C. nodosa* in 10 bis 40 cm Tiefe sammeln.

Die Keimung findet statt, wenn das Wasser, in dem die Pflanze vorkommt, sich im Frühjahr erwärmt. Die mit einem harten, trockenen, zerbrechlichen Endokarp ausgestattete Schliessfrucht hat eine unsymmetrische, zusammengedrückt-eiförmige Gestalt und ist auf der Rückenseite mit einem vorspringenden Kiel, auf der Bauchseite mit einem etwas dickeren Kamm besetzt (Fig. 294). Bei der

[1]) In Aegypten fand P. Ascherson (nach freundlicher Mitteilung) *Cymodocea* in einem der grossen Strandseen, die nur Brackwasser haben.

Keimung (Fig. 286) löst sich der Rückenkiel von den Seitenwänden, welche sich voneinander entfernen und den Kotyledon hindurchtreten lassen; das Würzelchen entwickelt in der Nachbarschaft jenes Rückenkieles einige Haare, zeigt aber kein weiteres Wachstum. Der Kotyledon verlängert sich, behält seine zylindrische Gestalt, nimmt aber bald anstatt seiner anfangs weissen Färbung eine grüne an; an seiner Basis entstehen zu derselben Zeit, wo das erste Blatt aus der Kotyledonarscheide hervorbricht, zu beiden Seiten des Knöspchens zwei Adventivwurzeln, das zuerst sehr kurze Stengelchen verlängert sich und neue Paare von Adventivwurzeln entwickeln sich nacheinander unter den zuerst entstandenen; aber ihre Ausbildung bleibt im Laufe des ersten Jahres ziemlich hinter derjenigen des jungen Stengels und der Blätter zurück. Auf das erste aus dem Kotyledonenspalt hervorgetretene Blatt folgen während dieser ersten Vegetationsperiode weitere, bis höchstens 10. Im Herbst ist sie beendet, die Blätter fallen ab und hinterlassen rings um den Stengel eine ringförmige Narbe; die Pflanze beschränkt sich also am Ende der

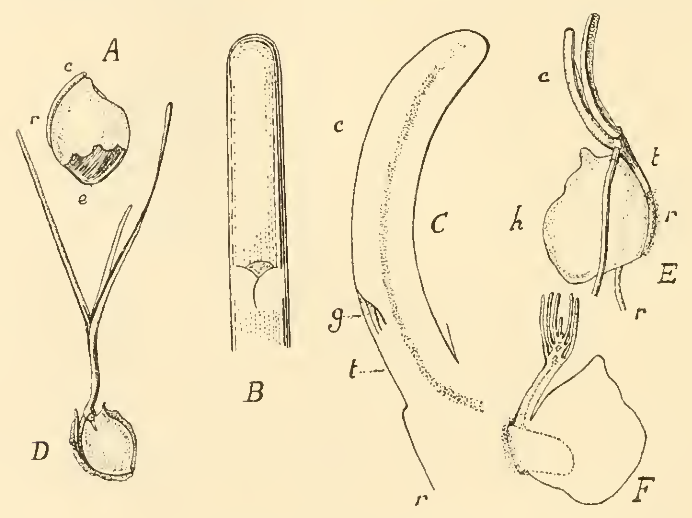


Fig. 286. *Cymodocea nodosa.*

A Embryo, bei e mit einem Rest seiner inneren Hülle, r Radicula, c Kotyledon; 2 : 1. B Kotyledon von der Aussenseite, mit der Keimspalte; 5 : 1. C Längsschnitt durch das Ende des Kotyledon c, g Knöspchen, t Stengelchen, r Radicula; 5 : 1. D Junge Pflanze mit dem Kotyledon und 2 Blättern; 1 : 1. E Keimender Same ohne Hüllen, h Hypokotyl, r Wurzeln, t Stengelchen, c Kotyledon; 2 : 1. F Derselbe im Längsschnitt; 2 : 1. (Nach Bornet.)

ersten Vegetationsperiode auf einen wenige Millimeter hohen Stengel, der eine kleine Anzahl von Blättern trägt und auf einige oberhalb des im Endokarp stecken gebliebenen Würzelchens entstandene Adventivwurzeln. Während der ersten zwei oder drei Jahre wächst der Stengel aufrecht, nachher nimmt er eine horizontale Richtung an und kriecht auf dem Boden (22).

C. nodosa ist demnach eine perennierende, krautige Pflanze mit kriechendem Stengel; sie sprosst während des Sommers, vom Mai bis Oktober, im Winter dagegen tragen die Grundachsen nur Blattreste. Die Pflanze bildet auf dem mehr oder weniger schlammigen Sande Rasen. Die rötlichen oder rosenroten Grundachsen sind brüchig, sie zerbrechen mit einer glatten Bruchstelle; ihre Knoten sind mehr oder weniger entfernt, manchmal im Abstand von mehreren Zentimetern. Die Verzweigung der Grundachse ist monopodial (Fig. 287).

Der ganze, zu einer auf der Oberfläche des Bodens kriechenden Grundachse umgebildete Stengel hat eine rötliche oder rosenrote Farbe; während des

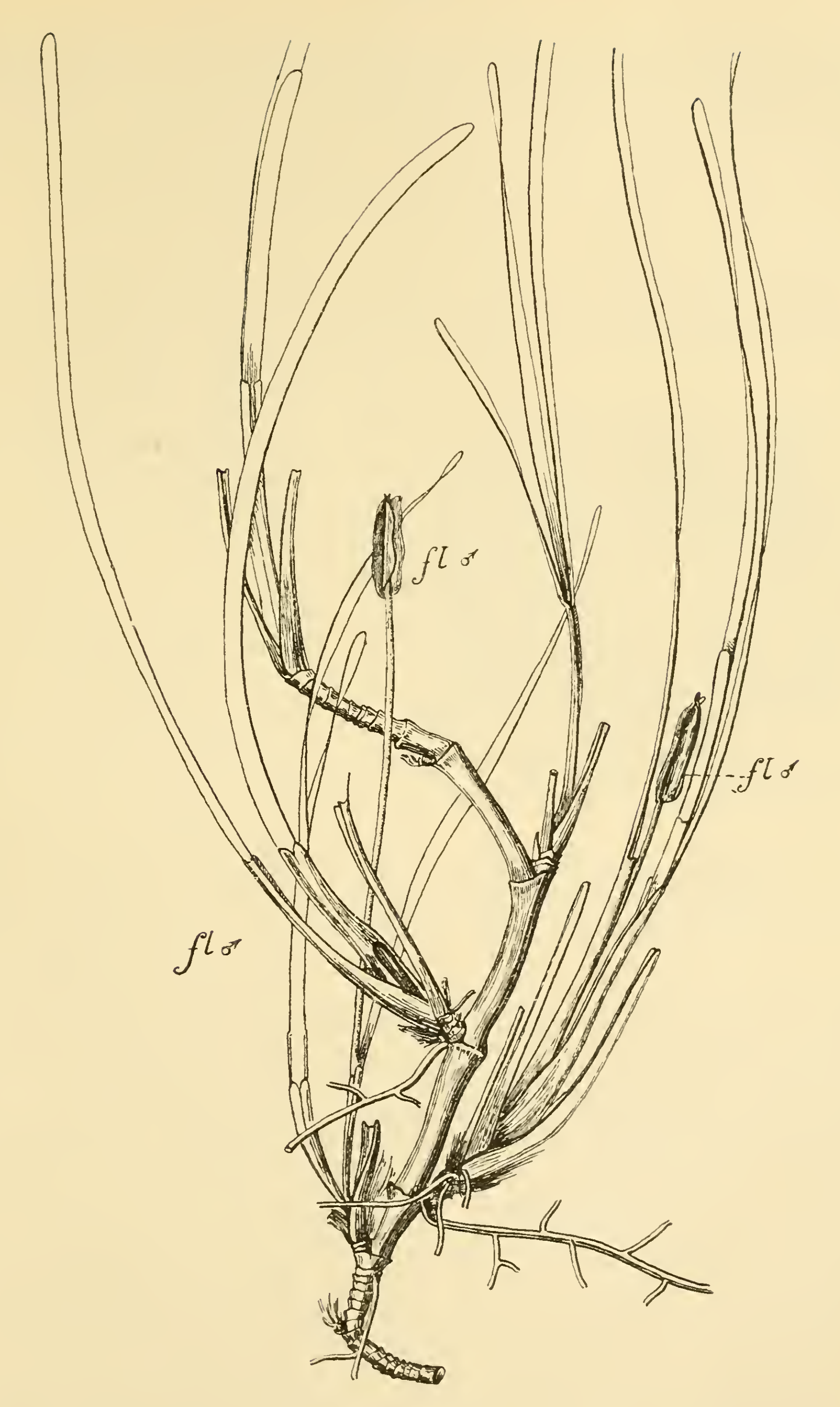


Fig. 287. *Cymodocea nodosa.* Stück einer männlichen Pflanze mit 3 männlichen Blüten fl ♂, von denen eine noch in der Scheide eingeschlossen ist, eine andere den Pollen bereits entlassen hat. Etwas verkleinert. (Nach Bornet.)

Herbstes und Winters ist er nackt mit Ausnahme der Spitze, wo eine kleine Anzahl von Blättern stehen bleibt. Wenn im Frühjahr das Wachstum wieder anhebt, können die ersten gebildeten Internodien die Länge von einigen Zentimetern erreichen, dann werden sie nach und nach, entsprechend der Verlangsamung des Wachstumes, immer kürzer, bis dieses ganz stillsteht; die letzten sind kaum 1 mm lang. Eine alte Pflanze zeigt deshalb ein Abwechseln von kurzen und langen Internodien, an welchem man ihr Alter bestimmen kann. An der Küste findet man ausgeworfene Grundachsen von einem Alter von 8—12 Jahren, die bis 80 cm lang sind.

Was die Seitenverzweigungen betrifft, so verlängern sich die einen sogleich in horizontaler Richtung, wie die Hauptachse, andere richten sich auf, bestehen aus kurzen Gliedern und bringen schliesslich, nach einem oder mehreren Jahren, eine Blüte hervor, oder aber sie krümmen sich horizontal, um wie die ersteren weiterzuwachsen (22).

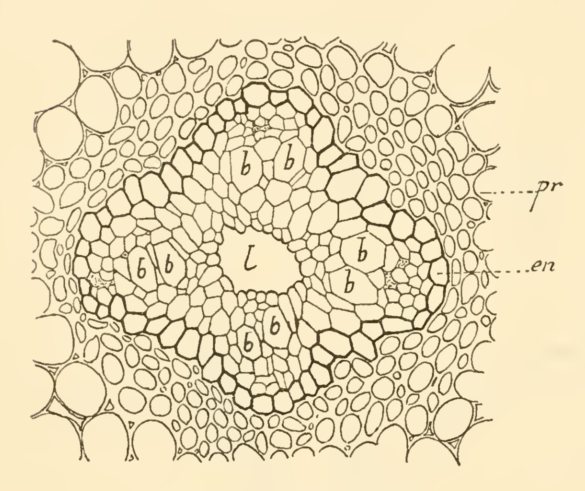


Fig. 288. *Cymodocea nodosa.*
Querschnitt durch den Zentralzylinder des Stengels.
pr Innenrinde, en Endodermis, b Bastelemente, l Gefässlücke.
200 : 1. (Nach Sauvageau.)

Im Querschnitt ist der mehr oder weniger dicke Stengel rundlich-oval; der Zentralzylinder ist im Verhältnis zur Rinde sehr eng; die immer von einer ziemlich dicken Cuticula überzogenen Epidermiszellen sind eng, in radialer Richtung verlängert und mit dicker Aussenwand versehen. In der Rinde lassen sich drei konzentrische Schichten unterscheiden: eine äussere dichte Zone aus polyedrischen, nach aussen lückenlos verbundenen Zellen, eine mittlere, sehr lockere, mit zahlreichen, das Internodium der ganzen Länge nach durchziehenden Luftkanälen, und eine innere dichte, wenig dicke Zone, welche von Zellen gebildet wird, die im Alter etwas verdickte, aber immer aus Zellulose bestehende Wände besitzen; dann folgt die durch ziemlich grosse, früher oder später verkorkende Zellen ausgezeichnete Endodermis. In der Rinde, besonders in der Nachbarschaft der Epidermis, sowie im Parenchym des Zentralzylinders finden sich sezernierende Zellen; Fasern, wie bei *Zostera* und *Posidonia*, sind in der Rinde nicht vorhanden, wohl aber enthält sie zahlreiche (12—33) rindenständige Gefässbündel in wechselnder Anzahl in zwei aufeinander folgenden Internodien, und zwar in zwei Reihen angeordnet. Der Zentralzylinder (Fig. 288) ist von sehr einfachem Bau. In der Mitte befindet sich eine Gefässlücke, die in erwachsenen Internodien keine gefässartige Wandstruktur mehr zeigt; in den vier Ecken des auf dem Querschnitt rautenförmigen Zentralzylinders sieht man ebenso viele durch Grundgewebe getrennte Gruppen von Bastelementen. In den Knoten entlässt der Zentralzylinder einen Zweig, welcher zum Blattmittelnerv wird. Auch die Rindenbündel vereinigen sich mehr oder minder regelmässig in der Höhe der Knoten und entsenden auf jeder Seite 3—4 Zweige, die Seitennerven des Blattes (138).

Die Blätter tragen eine Ligula und haben lange, der Länge nach offene Scheiden; ihre Dimensionen halten die Mitte zwischen denen der beiden europäischen *Zostera*-Arten. Die bandförmige Spreite ist 20—30 cm, oft auch weniger

lang, ca. 3 mm oder weniger breit, an den Rändern der abgerundeten Spitze gezähnelt; ihre Dicke verringert sich von der Basis nach der Spitze (Fig. 289). Man zählt 7—9 durch Querverbindungen kommunizierende Nerven, welche sich in der Nähe der Blattspitze durch bogenförmige Krümmungen miteinander vereinigen; der Mittelnerv verlängert sich sehr wenig über die andern hinaus, ohne aber eine Erweiterung oder Öffnung zu bilden. Ein mehr oder weniger verholzter Faserstrang verläuft ungefähr parallel mit dem Blattrande, ohne sich zu verzweigen; er biegt sich an der Spitze ein und endigt vor der Verlängerung des Mittelnerven. Im Jugendzustande verlängern sich zahlreiche Epidermiszellen am Rande schlauchförmig, wobei sie bisweilen grössere vorspringende Gruppen bilden (Fig. 289 B, C), die ziemlich unregelmässig in eine oder mehrere Zellen ausgehen; am ausgewachsenen Blatt finden sich nur noch verstümmelte Reste von diesen Trichomen (22). Gewisse Epidermiszellen enthalten gerbsäurehaltige Sekrete (107), wie sie auch bei *Posidonia oceanica* vorkommen; sie finden sich, fast immer vereinzelt, besonders an den äussersten Rändern und an der Spitze des Blattes.

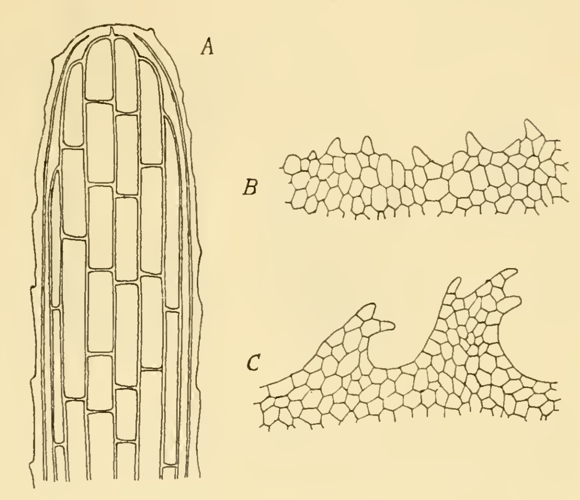


Fig. 289. *Cymodocea nodosa.*
A Spitze eines ausgewachsenen Blattes, 5 : 1. B Zähne an der abgerundeten Spitze eines jungen, C eines ausgewachsenen Blattes, 140 : 1. (Nach Sauvageau.)

Die Epidermiszellen der Blätter sind sehr klein, das darunter liegende Parenchym wird von einer Schicht sehr grosser, regelmässig angeordneter Zellen ohne Interzellularräume gebildet und ist hier und da von Sklerenchymsträngen aus 2—12 mehr oder weniger verholzten Zellen unterbrochen; die Zahl der Sklerenchymstränge, wie auch ihrer Zellen, ist wechselnd. Weiter innen wird das Parenchym von drei Reihen von grossen Lücken durchsetzt, welche sich zu sechs um jedes Gefässbündel gruppieren; diese grenzen mit Ausnahme der beiden dem Blattrand entlang laufenden nicht an Sklerenchymstränge. Gegen die Blattspitze hin vermindert sich Grösse und Zahl der Luftkanäle. Die Gefässbündel sind, wie bei *Posidonia oceanica*, von einer mehr oder weniger verholzten, scheidenartigen Endodermis umgeben, sie enthalten wenig verholzte Tracheïden mit netziger Wandverdickung und einen auf 1—2 von wenig differenzierten Zellen umgebene Siebröhren reduzierten Bastteil (136).

Die am Grunde der langen Internodien gebildeten Blätter lösen sich glatt vom Stengel ab, ohne Spuren zu hinterlassen, die übrigen werfen zuerst, indem sie sich in der Höhe der Ligula ablösen, ihre Spreite ab, während die Scheide noch eine Zeit lang fortfährt, ihre Rolle als Schutzorgan für die jüngeren Blätter zu spielen. Der Bau der Scheide ist übrigens derselbe wie derjenige der Spreitenbasis (136). Die quere und gerade Ligula ist der von *Zostera* ähnlich, sie erhält keinerlei Gefässbündelelement.

Die Achselschüppchen (Fig. 290) sind von bleibender Dauer; sie finden sich wenigstens zu 10 an jedem Blattgrunde (22) in Gruppen von je 5 auf jeder Seite, sind lanzettlich, spitz und werden in der Mitte von 2—3 Schichten parenchymatischer Zellen, am Rande von einer solchen gebildet.

Die Wurzeln entstehen meistens einzeln unterhalb eines Knotens, die langen Internodien tragen eine lange und kräftige Wurzel, die kurzen eine schlanke, die überdies ziemlich oft fehlt. Die Wurzeln erreichen häufig eine Länge von 40 cm bei einem Durchmesser von 3 mm an ihrer Basis, sie verzweigen sich ziemlich reichlich und tragen zahlreiche Würzelchen (22). Der anatomische Bau der Wurzeln (Fig. 291) ist durch grosse, strahlig angeordnete Lücken in der Aussenrinde und von Gängen durchzogene parenchymatische innere Rinde, wie man sie in den Wurzeln von *Zostera* nicht antrifft, ausgezeichnet. Die Rinde ist im Verhältnis zum Zentralzylinder sehr breit, ihre Wurzelhaare tragende Schicht besteht aus grossen Zellen und ist hinfällig; nur eine kleine Anzahl von Zellen bildet Wurzelhaare aus. Das Exoderm der alten Wurzeln wird von mehr oder weniger verholzten Zellen mit V-förmigen Verdickungen auf den Radialwänden gebildet; eine darunter liegende, etwa 10 Zellen dicke Kollenchymschicht spielt offenbar eine wichtige mechanische Rolle, dann kommt eine an Interzellularen reiche Zone von radialen Zellreihen, die der inneren Rinde angehört, und hierauf eine Endodermis mit zarten, sehr wenig verholzten Zellwänden. Sekretzellen finden sich in der Rinde vornehmlich in dem Kollenchym und in der Nachbarschaft des Exoderms, nur wenige in der inneren Rindenschicht; sie enthalten anscheinend Gerbstoffverbindungen von nicht näher bekannter Natur (140). Der Zentralzylinder ist viel umfangreicher als in den *Zostera*-Wurzeln; sein Perizykel ist wohl charakterisiert, man findet darin 8 symmetrisch an der Peripherie verteilte Siebröhren. Dagegen trifft man keine Spur von Holzgefässen an, sondern nur Kanäle ohne Wandverdickungen, mit Ausnahme der Einfügungsstellen der Seitenwurzeln und am Grunde älterer Seitenwurzeln. Das Mark besteht aus Grundgewebezellen mit Zellulosewänden ohne Interzellularräume; das mechanische System wird durch das Exoderm und die dicke Kollenchymschicht gebildet.

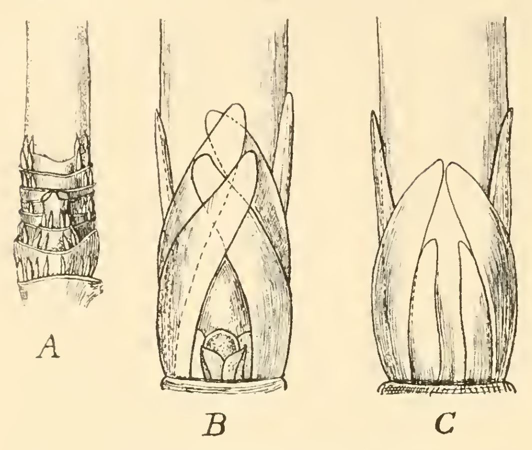


Fig. 290. *Cymodocea nodosa.*
A Oberes Zweigstück nach Entfernung der Blätter, um die Achselschüppchen zu zeigen; 2 : 1. B Vollständig entwickelte Achselschüppchen von der Vorderseite; C von der Rückseite. 30 : 1. (Nach Bornet.)

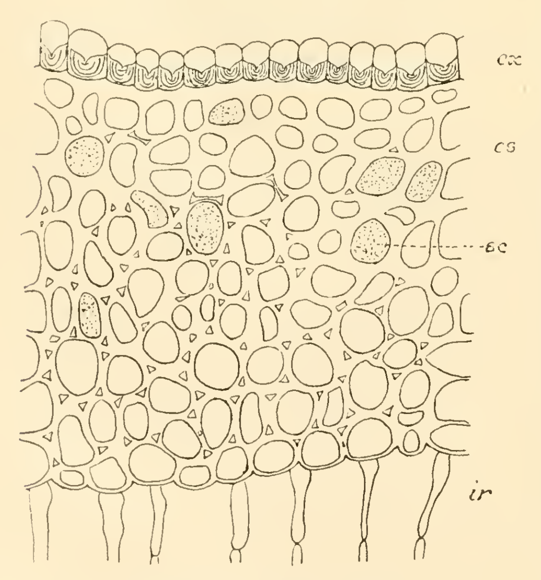


Fig. 291. *Cymodocea nodosa.*
Querschnitt durch die Rinde einer alten Wurzel; ex Exoderm, cs Kollenchymzone mit Sekretzellen sc, ir Zone mit Interzellulargängen. 100 : 1. (Nach Sauvageau.)

Die Blüten sind 2—3 cm tief im Boden eingesenkt und nur die Narben und Staubblätter treten zur Zeit der Anthese nach aussen hervor. Die Blütezeit fällt in den April bis Juni (bei Antibes Mai bis Juni). Die Blüten sind endständig, eingeschlechtig, zweihäusig verteilt; in vielen Gegenden scheinen sie nicht häufig vorzukommen. Bald wachsen männliche und weibliche Pflanzen in ungefähr gleicher Individuenanzahl durcheinander, bald sind die weiblichen Exemplare viel seltener als die männlichen, und an manchen Örtlichkeiten findet sich nur das eine Geschlecht vor. Beiderlei Blüten stehen einzeln und sind nackt. Durch zwei unmittelbar unter der Blüte auf derselben Achse stehende, als Spatha gedeutete Blätter werden die männlichen Blüten vor der Anthese beschützt, die weiblichen bleiben immer

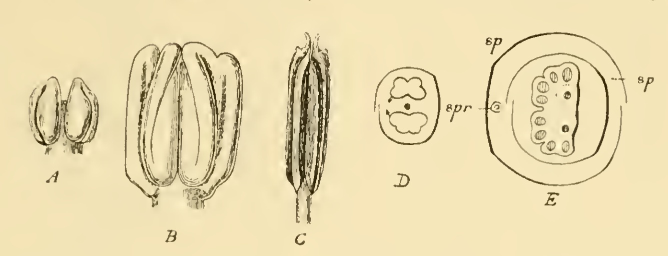


Fig. 292. *Cymodocea nodosa.*
A—C Entwicklung der männlichen Blüte; doppeltes Staubblatt bei A sehr jung (20 : 1), bei B älter, von vorn (20 : 1), bei C reif (4 : 3). D Theoretisches Diagramm der männlichen Blüte. E Männliche Blüte mit den beiden Spathablättern sp, in der Achsel des einen ein Erneuerungsspross spr. (A—C nach Bornet, D u. E nach Eichler.)

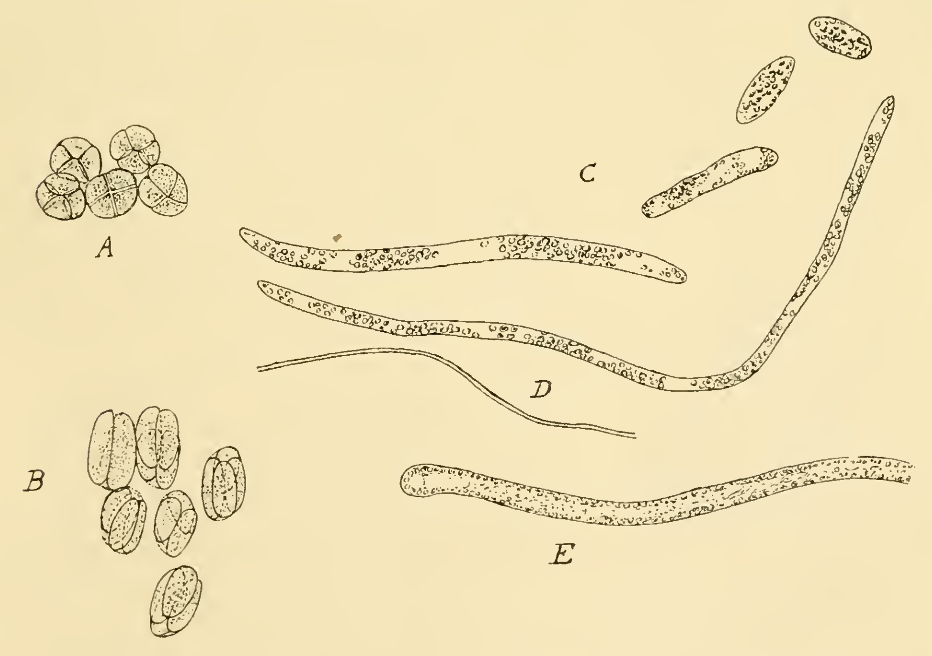


Fig. 293. *Cymodocea nodosa.* Entwicklung der Pollenzellen.
A Pollenmutterzellen in Teilung, vom Scheitel gesehen; B dieselben von der Seite gesehen; 250 : 1. C Freigewordene Pollenkörner, in der Verlängerung begriffen; 250 : 1. D Entwickeltes Pollenkorn; 30 : 1. E Ende eines solchen; 250 : 1. (Nach Bornet.)

darin eingeschlossen. Die männliche Blüte (Fig. 292) besteht anscheinend aus einem einfachen Staubblatt mit einem 8—10 cm langen zylindrischen Filament und einer 8fächerigen Anthere von 15 mm Länge und lebhaft roter Farbe, welche zwischen den beiden Hüllblättern hervortritt, so dass die Staubblätter unter dem Wasser

Fig. 295. *Cymodocea nodosa.*

A Weibliche Blüte mit ihren Schüppchen, 20 : 1. B Die beiden jungen Karpelle der Blüte, 20 : 1. C Ältere weibliche Blüte mit Narben, 20 : 1. D Längsschnitt durch ein Karpell mit der Samenanlage, 20 : 1. E Grundriss der weiblichen Blüte mit den Spathablättern sp. (A—D nach Bornet, E nach Eichler.)

sehr gut sichtbar sind. Alle Fächer öffnen sich gleichzeitig durch je einen Längsriss auf der von dem inneren Scheidenblatt abgewendeten Seite. In Wirklichkeit hat man es mit einem Paar zusammengewachsener, extrorser und nach derselben Seite gewendeter Staubblätter zu tun (22), so dass also die männliche Blüte lediglich aus zwei verwachsenen Staubblättern besteht. Beim Aufgehen der Antherenfächer tritt der im Innern (in der bei den Monokotylen gewöhnlichen Weise) entwickelte Pollen als eine dichtfädige, weissliche Masse hervor, welche in den Pollensäcken dicht zusammengewunden war, sich nun aber im Wasser verteilt. Die Pollenzellen (Fig. 293) sind schlauchförmig in die Länge gezogen, durchsichtig und dünnwandig, an den Enden stumpf oder etwas angeschwollen, bei der Reife ungefähr 10 μ dick und 30—40 mal so lang (22). Die weiblichen Blüten (Fig. 294, 295) stehen einander zu 2 genähert und lassen nur ihre zu je 2 auf einem Fruchtblatt stehenden Narben nach aussen hervortreten. Jede Blüte besteht aus zwei ziemlich zylindrischen, getrennten, mit ihren Verwachsungslinien einander gegenüberstehenden

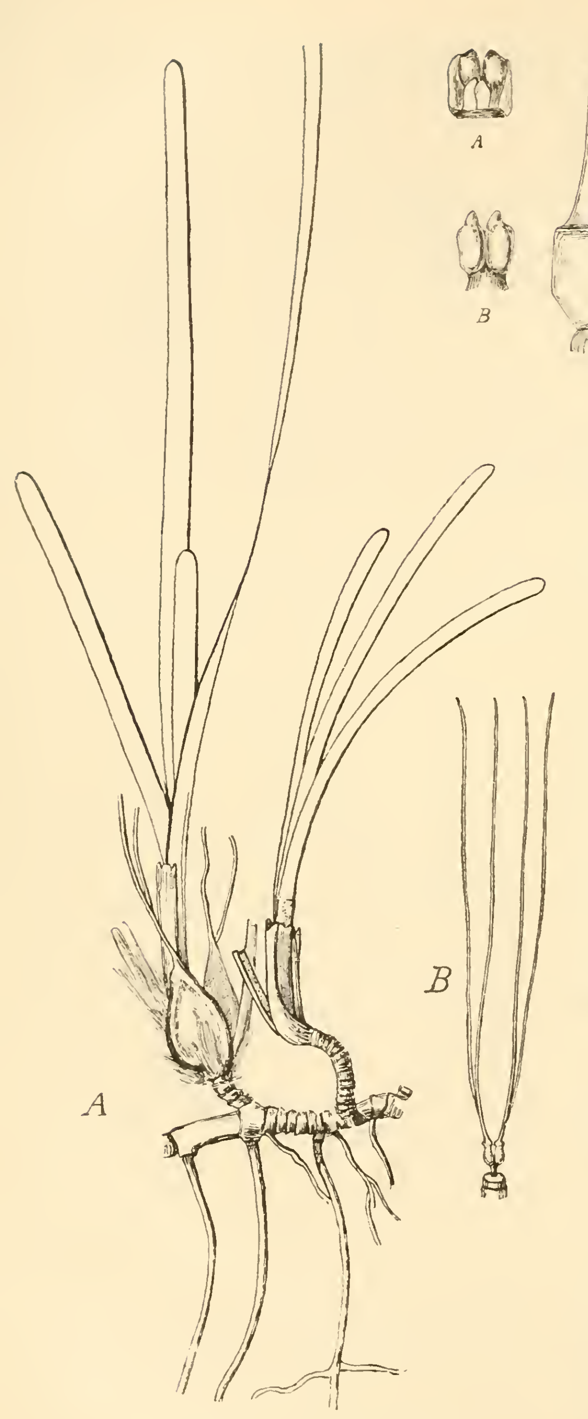


Fig. 294. *Cymodocea nodosa.*
A Stück einer weiblichen Pflanze mit reifen Früchten, etwas verkleinert. B Weibliche Blüte, vom Hüllblatt befreit; 1 : 1. (Nach Bornet.)

und mit den Hüllblättern sich kreuzenden Fruchtblättern, von denen jedes auf seiner Spitze zwei lange, dünne, fädige Narben, oder vielmehr einen zweispaltigen, meistens 3, doch auch 7—10 cm langen Griffel trägt (22). Der ca. 3 mm lange Fruchtknoten enthält eine hängende, ziemlich gerade Samenanlage mit zwei dünnen Integumenten, die oben an einem der Karpellränder entspringt (Fig. 295 D).

Wie dieser Bau verrät, sind die Blüten in hervorragender Weise der Bestäubung unter Wasser angepasst, wie sie auch vollkommen untergetaucht abblühen: die Griffeläste müssen die im Wasser treibenden Pollenzellen auffangen und werden durch sie befruchtet (32, II 1, S. 172). Alsdann wächst der Fruchtknoten ziemlich schnell heran, seine Rückenseite wölbt sich erheblich, während die Bauchseite fast gerade bleibt.

Frucht und Same. Die Frucht ist steinfruchtartig, sie bleibt im Boden und an der Mutterpflanze haften, bis sich endlich die Fruchtwand zersetzt und verschwindet; man findet deshalb Früchte von zwei oder drei Generationen an Ort und Stelle. Eine Aussäung kann nur durch Aufrühren des Grundes infolge von Stürmen oder anderen Zufällen stattfinden. Die reife Frucht, wie man sie im Meeresboden vergraben findet, ist 8—12 mm lang, 5—7 mm breit und 1,5 mm dick, nicht aufspringend, von einem harten, trockenen und zerbrechlichen Endokarp von gelblicher oder fahler Farbe umgeben. Sie hat eine unsymmetrische, zusammengedrückt-eiförmige Gestalt mit grosser Wölbung am Rücken und geringer an der Bauchseite, ihre Spitze ist in eine kurze Verlängerung ausgezogen, die Rückenkante der ganzen Länge nach mit einem zarten, vorspringenden Kiel versehen, auf der Bauchkante befindet sich ein etwas dickerer Längskamm. Am Grunde erkennt man den dreieckigen Anheftungspunkt der Frucht. Der eingeschlossene Embryo ist von einer dünnen, braunen Haut überzogen und nimmt den ganzen Raum im Innern des Endokarpes ein. Er ist sehr entwickelt; hauptsächlich wird er vom Hypokotyl und dem Würzelchen gebildet (22), welche vornehmlich die Funktion eines Speichergewebes übernommen haben und reichliche Stärke enthalten. Das zylindrische Stengelchen setzt sich in den Kotyledon fort, der das Knöspchen umschliesst. Im Keimstengel und Kotyledon hat sich bereits vor der Keimung ein Gefässbündel differenziert.

6. Gattung. **Posidonia** Koenig.

(Bearbeitet von Ch. Flahault.)

27. Posidonia oceanica Del.

Diese Art, neben der nur noch die an den aussertropischen Küsten von Neuholland einheimische *P. australis* Hook. fil. in der Gattung *Posidonia* bekannt ist, stellt sich als die am ausschliesslichsten marine unter den vier im Seewasser Europas lebenden Potamogetonaceen dar, insofern als sie in der Regel weder in den Lagunen, noch in den stillen Gewässern der Häfen und geschützten Buchten, sondern nur an den von der hohen See getroffenen Küsten vorkommt. Fast ausschliesslich mediterran, bildet sie Bestände längs der offenen Küsten des französischen Mittelmeeres und findet sich ebenso reichlich auf den grössten Strecken der flachen Küsten des übrigen Mittelmeeres, nicht aber im Schwarzen Meere; unser Gebiet berührt sie in Istrien und an den Quarnero-Inseln. Sie überschreitet die Meerenge von Gibraltar, bewohnt die atlantischen Küsten von Portugal und Spanien und geht bis Biarritz im Biscayischen Meerbusen (142).

In der ganzen Ausdehnung der sandigen Nordufer des westlichen Mittelmeeres bildet sie förmliche, meistens ununterbrochene unterseeische Wiesen von einer sehr geringen Tiefe bis zu mindestens 30 m nach unsern Beobachtungen bei Banyuls sur mer im Roussillon, nach Lorenz sogar bis zu 50 m. Sie ent-

wickelt sich auch ziemlich nahe unter der Wasseroberfläche, wiewohl dann ihre kurzen und festen Blätter während der Periode der Nordwinde und hohen Luftdruckes teilweise auftauchen; wir konnten sie dank dieser Umstände an der offnen Küste in der Umgebung von Agde (Languedoc) und in der Rhede von Hyères (Provence) unter einigen Zentimetern Wasser untersuchen. So tritt *P. oceanica* als einzige dominierende Art einer Pflanzengesellschaft auf, welche hauptsächlich verschiedene Algen enthält: *Padina pavonia*, *Sphacelaria scoparia*, *Cladophora*-Arten. *Ulva lactuca*, *Ceramium rubrum*, *Polysiphonien*, *Callithamnien*, *Nitophyllum uncinatum*. *Codium bursa*. *Sphaerococcus coronopifolius*, *Cystosira discors*. Ihre Blätter bilden recht häufig die Unterlage für verschiedene *Melobesia*-Arten, und die zwischen den Verzweigungen der verwickelten Grundachsen ausgebildeten Winkel dienen einer Menge von Tieren als Schlupfwinkel, wie Schwämmen, Bryozoen, Ascidien, Hydren, Actinien, Mollusken (Gasteropoden u. Acephalen) Echiniden u. s. w. Sobald das Wasser zur Zeit der Windstillen sich erwärmt, entwickeln sich Büschel von Röhren bildenden Bacillarien an der Oberfläche von Blättern und Grundachsen und bedecken sie zeitweise mit braunen Flocken. Ausnahmsweise haben wir *Cymodocea nodosa* und *Zostera nana* in Gesellschaft von *Posidonia oceanica* gefunden, und zwar nur an solchen Stellen, wo letztere sich über grosse Strecken von sehr schwach geneigten Küsten ausbreitet und so gegen das Ufer hin denjenigen Arten, welche den Anprall der Wogen der offenen See nicht aushalten könnten, Schutz bietet. Die Süd- und Südoststürme reissen unberechenbare Mengen von Blättern der *P. oceanica* ab, die sich dann am Ufer an der oberen Wellengrenze anhäufen und dort Wälle bilden, die eine Höhe von 1—2 m erreichen und sich in der ganzen Ausdehnung der Küste, hunderte von Kilometern weit ohne Unterbrechung erstrecken können. Unter die Blätter gemischt findet man auch abgerissene Rhizome mit ihren Wurzeln und Reste der Algen, welche als ihre gewöhnlichen Begleiter auftreten, wie auch Reste von Tieren und Schalen, die an denselben Standorten leben. Es ist eine beträchtliche Kraft erforderlich, um mit einer Hacke die Stöcke der *Posidonia* abzutrennen und Stücke davon abzureissen; die Pflanze ist ausgezeichnet dazu ausgerüstet, unter Bedingungen zu leben, wo sie viel mehr als die vorher geschilderten Arten dem Anprall der Wogen und der Gewalt der Stürme ausgesetzt ist.

P. oceanica ist anscheinend im stande, lange Jahre zu leben, ohne Blüten und Früchte hervorzubringen und sich nur durch vegetative Vermehrung zu vervielfältigen. Die zum erstenmal von V a l l i s n e r i i. J. 1733 beschriebene Frucht wurde 1792 nebst den Blüten von C a v o l i n i (26) studiert, dann i. J. 1854 durch G e r m a i n d e S t. P i e r r e (65) in der Umgebung von Hyères gesammelt und aufs neue untersucht. Ich habe seit den 25 Jahren, während deren ich die französischen Mittelmeerufer durchsuche, die Früchte von *P. oceanica* nur an zwei Orten, in der Bucht von Agde und an den Ufern der Rhede von Hyères angetroffen, und immer nur in geringer Menge, wenn man an die ungeheuren, von dieser Pflanze bedeckten Strecken denkt. Es scheint mir wahrscheinlich, dass *P. oceanica*, wie auch manche Landpflanzen, z. B. die *Bambusen*, *Spartina versicolor* u. a., nur ausnahmsweise Blüten hervorbringt und sich gewöhnlich durch die Verzweigung ihrer Grundachsen und durch eine Art von Stecklingen in Form der abgerissenen und durch die Stürme und Strömungen forttransportierten Bruchstücke vermehrt.

Man darf sich daher nicht wundern, dass die Keimung der Samen noch nicht beobachtet worden ist; die, welche ich wiederholt gesammelt habe, trieben ohne Zweifel seit langer Zeit umher, jedenfalls gelang es mir nicht, sie zur Keimung zu bringen.

Die kriechende holzige G r u n d a c h s e (Fig. 296 A) wird fingerdick und ist

mit zweizeiligen breiten und langen Blättern besetzt, welche an den sehr genäherten Knoten entstehen; sie ist fest und leistet dem Zerbrechen Widerstand. Die Verzweigung geschieht durch Knospen, welche in den Blattachseln angelegt werden und sich je nach den Umständen in einer ziemlichen Entfernung vom Scheitel (als schlafende Knospen) entwickeln können; die Verzweigung ist rein monopodial. Das in der Jugend seitlich zusammengedrückte Rhizom ist später undeutlich

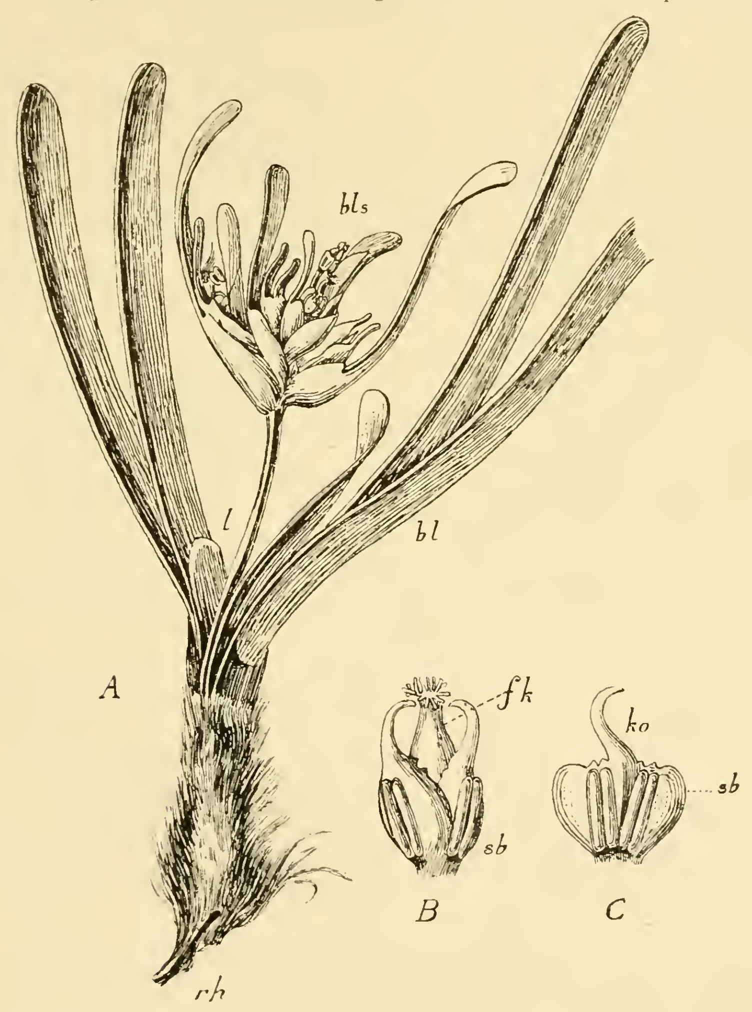


Fig. 296. *Posidonia oceanica.*
A Blühende Pflanze, etwas verkleinert; bls Blütenstand; bl Blätter; rh Rhizom. B Zwitterblüte; fk Fruchtknoten; sb Staubblatt. C Männliche Blüte; sb Staubblatt; ko Konnektiv. (A nach Cavolini, B und C nach Gürke in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam.)

dreikantig; es breitet sich mit seinem Verzweigungssystem unbegrenzt in einer horizontalen Ebene aus, stirbt aber schliesslich von seiner Basis her ab. An den älteren Partien bemerkt man die mehr oder weniger genäherten Narben der vollständig verschwundenen Blätter; das Rhizom ist nicht gegliedert. Sein anatomischer Bau ist nicht näher bekannt.

Die Blätter haben eine dunkelgrüne Farbe, eine Breite von 7—10 mm und eine Länge von 1—5 dm; sie sind um so länger, in einer je grösseren Tiefe

die Pflanze lebt. Sie besitzen eine durch eine bogig gekrümmte Ligula deutlich von der Spreite abgesetzte Scheide, die Spreite ist dünn, biegsam, von pergamentartiger Konsistenz, an der Spitze abgerundet, am Rande ungezähnt, mit meist 13, selten 15—17 Nerven, welche durch zahlreiche Querbrücken mit einander verbunden sind; nahe der Spitze krümmen sie sich bogenförmig und vereinigen sich (Fig. 297). Der Mittelnerv reicht nicht bis zum Rande und bildet keine Spitzenöffnung durch Abstossung von Zellen oder sonstwie. Der abgeflachte Teil der Scheide ist geschlossen, widerstandsfähig, und lässt sich leicht der Länge nach

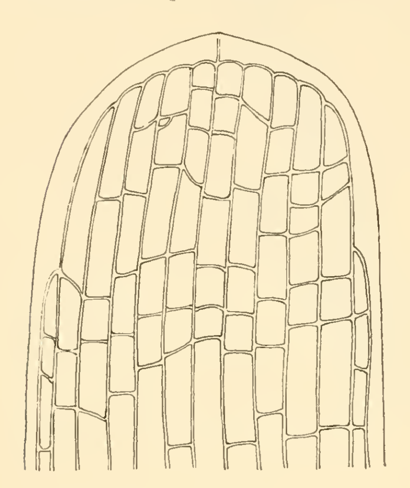
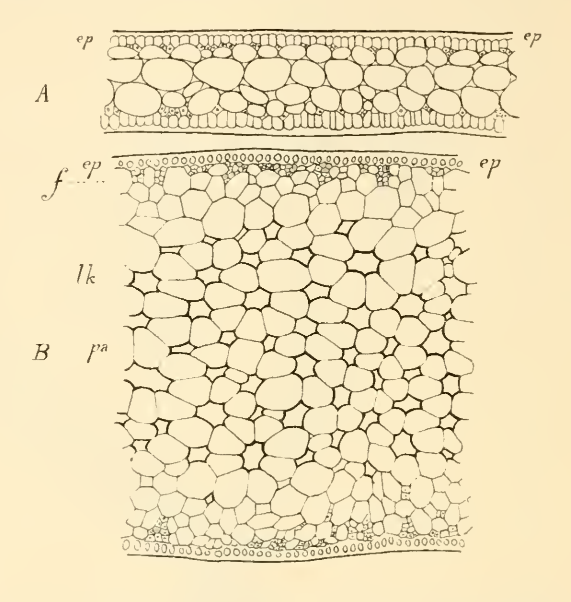


Fig. 297. *Posidonia oceanica.* Spitze eines erwachsenen Blattes. 4 : 1. (Nach Sauvageau.)



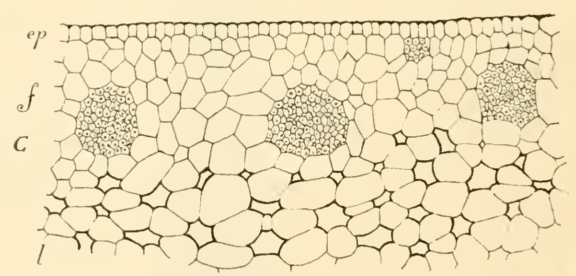


Fig. 298. *Posidonia oceanica.* Blattquerschnitte: A durch die Spreite, 1 cm unterhalb der Spitze; B durch die Spreite in der Nähe ihrer Basis; C durch eine alte Scheide. ep Epidermis, f Sklerenchymstränge, lk Luftlücken, pa Parenchymzellen. 110 : 1. (Nach Sauvageau.)

spalten. Das Blatt bleibt nicht lange vollständig, da sich die Spreite in der Höhe der Ligula ablöst und nun die mit der Ligula versehene Scheide weiter die Basis der jüngeren Blätter umhüllt; später zerreissen die Scheiden allmählich von aussen nach innen in Riemen oder Fasern, welche lange auf der Grundachse stehen bleiben und sie bedecken, wodurch sie ihr einen wirksamen Schutz gegen die Tätigkeit der Wellen gewähren. Schliesslich lösen sich diese Fasern doch ab und werden an den Strand geworfen; wenn sie hier einen geeigneten festen Körper, z. B. ein Stückchen Rhizom, finden, bleiben sie an ihm hängen, ballen sich um ihn zusammen und bilden, von den Wogen gerollt, filzige Kugeln, welche oft die Grösse einer Orange, manchmal noch eine bedeutendere erreichen, und die man seit langer Zeit als „Meerbälle“ (Pilae marinae) kennt. Die provenzalischen Landleute benützen die ungeheuren Ablagerungen der an den Strand ausgeworfenen Blätter unter dem Namen „Seestroh“ (paille-de-mer) „Algen“ oder „Aougo“ zu verschiedenen Zwecken.

Die Internodien der Grundachse sind sehr kurz. deshalb stehen die Blätter dicht gedrängt beisammen; in ihrem von den Scheiden umschlossenen Teil sind sie weich und ohne Festigkeit. Ihr anatomischer Bau (Fig. 298) ist viel dichter als bei den *Zosteren*. Die Epidermis ist stark kutikularisiert, das Blattparenchym gleichartig und von zahlreichen Luftkanälen durchzogen, nur in der Umgebung der Gefässbündel liegen etwas andersartige, nämlich kleinere Zellen; unterhalb der Epidermis, hier und da auch im Parenchym und im Bast findet man Sekretzellen mit einem gerbstoffhaltigen Inhalt. Weisse glänzende Fasern mit sehr verengtem Lumen und aus Zellulose bestehender Haut, nur mit verholzter Mittellamelle, sind in Strängen zu 2—15 hier und da im Parenchym verteilt; jedes Gefässbündel ist von einer Endodermis umgeben, deren Zellen polyedrisch sind und verdickte, leicht verholzte Wände besitzen. Das Gefässbündel enthält Gefässe mit Andeutung von spiraligen oder ringförmigen Wandverdickungen und Lücken, der Bast führt mehrere Siebröhren. Die alten Blattscheiden zeigen nach dem Verlust ihrer Spreite beiderseits eine verholzte, aber dünne Epidermis, darunter eine fast ununterbrochene unregelmässige Schicht von stark verdickten und verholzten Sklerenchymzellen;

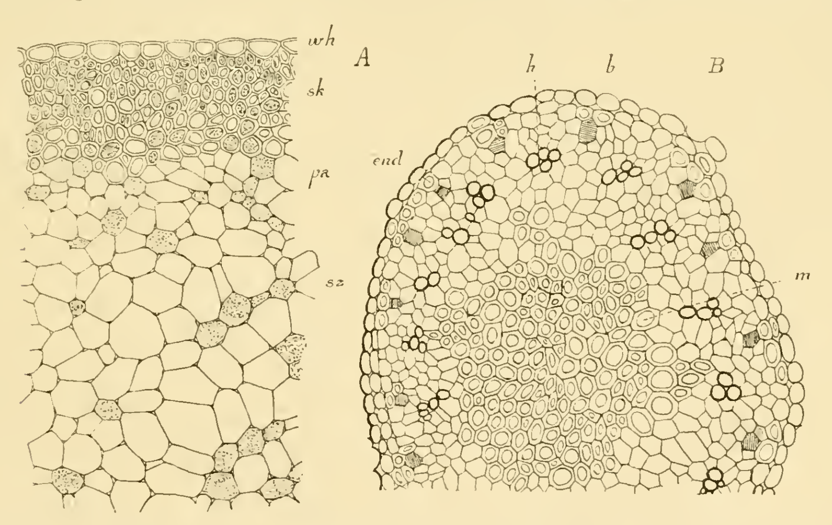


Fig. 299. *Posidonia oceanica.* Querschnitte durch die Basis einer älteren Wurzel. A Rindengewebe, wh Wurzelhaare erzeugende Schicht, sk Sklerenchymfasern, pa äusseres Rindenparenchym, sz Sekretzellen; 82 : 1. B Zentralzylinder, end Endodermis, b Bast, h Holz, m sklerotisches Mark; 160 : 1. (Nach Sauvageau.)

weiter innen wird diese Sklerenchymschicht durch kräftige sklerotische und stark verholzte Stränge ersetzt, die aus über 100 Fasern bestehen können. Ihre Anordnung erleichtert das Zerreissen der alten Scheiden in Streifen, die Verschiedenheit im Bau der Epidermis von Scheide und Spreite, sowie das plötzliche Aufhören der Sklerenchymstränge der Scheide und der Spreite in der Höhe der Ligula ermöglichen die leichte Abtrennung der Spreite. Die zu 16—20 vorhandenen Achselschüppchen sind klein, von lanzettlicher Gestalt und enthalten einige Sekretzellen (136).

B e w u r z e l u n g. An der Unterseite der Grundachse entspringen Adventivwurzeln in ziemlich unregelmässiger Anordnung; sie sind von schwarzer Farbe und bilden durch ihre Biegungen, reichliche Verzweigung und holzige Beschaffenheit miteinander ein sehr haltbares Befestigungssystem. Die ältesten Wurzeln sind 4 mm dick. Ihr Bau (Fig. 299) ist komplizierter als bei *Zostera* und *Cymodocea*. Die Zellwände der Wurzelhaarschicht sind verdickt und verholzt, das Exoderm wird

durch eine mehrschichtige Lage von sklerotischen engen verdickten Zellen ohne Interzellularräume ersetzt, welche nach innen in eine Parenchymzone mit zarten Wänden und sehr kleinen dreieckigen Interzellularen übergeht. In alten Wurzeln besteht das äussere Parenchymgewebe aus 6—8 Zellschichten, die äussere Rindenschicht hat eine 4—5mal so grosse Dicke. Das Sklerenchym geht nach innen allmählich in die radial gestellten Zellreihen der lockeren Zone über, welche etwa 10 Zellen dick sein kann; sie selbst geht unmerklich in die Zone des inneren Rindenparenchyms über, welches aus regelmässig angeordneten Zellen besteht und auch etwa 10 Zellreihen dick ist. Die sklerotische Zone scheint ein Produkt des Exoderms zu sein, das äussere Rindenparenchym entspricht dem Kollenchym bei *Zostera* und *Cymodocea*; im Sklerenchym und äusseren Rindenparenchym findet man viele Sekretzellen. Die Endodermiszellen zeigen kaum merkliche Faltungen ihrer Seitenwände, diejenigen, welche an Bastteile grenzen, bilden kleine bogige Schutzwände aus Sklerenchym, die manchmal noch durch einige ebenso verdickte und verholzte Zellen des Rindengewebes verstärkt werden. Die Gefässbündel liegen in einer Grundgewebemasse mit Zellulosehäuten eingebettet; die Holzstränge bestehen aus 2—5 engen Spiral- oder häufiger Netzgefässen und wechseln mit den Bastbündeln ab, welche aus je einer wenig deutlichen Siebröhre bestehen. Das Perizykel wird von wenig ausgeprägten Zellen gebildet; in der Mitte ist ein umfangreiches Mark entwickelt, dessen stark verdickte und verholzte Zellen nicht bis an die Gefässbündel reichen.

Das mechanische System ist demnach bei *Posidonia oceanica* in den Wurzeln wie in den Blättern kräftig entwickelt, was in Übereinstimmung mit der Lebensweise dieser Pflanze steht (134, 140).

Der Blütenstand steht auf einem seitlichen, manchmal 2—3 dm langen, oft auch kürzeren, aber stets vollständig untergetauchten Stiel und ist eine zusammengesetzte Ähre, deren Ährchen in den Achseln laubblattartiger Blätter in zweizeiliger Anordnung stehen; das unterste Blatt ist der Achse adossiert und wird auch als Spatha aufgefasst (Fig. 296 A). Der Blütenstand enthält gewöhnlich drei, bisweilen vier Ährchen, welche ziemlich (5—12 mm) lang gestielt sind und ihrerseits aus je 2—3, manchmal 4 Blüten, wiederum in zweizeiliger Anordnung bestehen. Die zwei untersten Blüten jedes Ährchens sind zwitterig, die obersten durch Fehlschlagen männlich, die Pflanze ist also andromonöcisch. Von einer Blütenhülle ist keine Andeutung vorhanden. Die Zwitterblüten (Fig. 296 B) zeigen drei sitzende freie Staubblätter mit breitem blattartigen, oberhalb der Anthere in eine fleischige Spitze auslaufendem Konektiv, welches auf seiner Aussenfläche zwei zweifächerige, mit einem Längsriss sich öffnende Antherenhälften trägt (Fig. 296 C). Beim Aufplatzen entlassen die Pollensäcke den Pollen als eine weisse zusammengeballte Masse, die sich schnell im Wasser verteilt. Auch hier, wie bei den vorher geschilderten hydrogamen Meerespflanzen, haben die Pollenkörner eine dünne, fadenförmige Gestalt und sind öfters wellig gebogen oder miteinander verschlungen. In der Mitte der Staubblätter steht ein verlängert-eiförmiger, zusammengedrückter Fruchtknoten, der aus einem Fruchtblatt besteht und auf seiner Spitze einen kurzen, dicken, zylindrischen Griffel trägt. Die Narbe ist hier nicht fädig, wie bei *Zostera* und *Cymodocea*, sondern scheibenförmig ausgebreitet und nur im Umkreis in Narbenpapillen zerschlitzt. Der Fruchtknoten enthält eine Samenanlage (anscheinend bisweilen zwei), die fast gerade ist, vom Scheitel des Fruchtfaches mehr oder weniger horizontal herabhängt und zwei dünne Integumente mit nach unten gewendeter Mikropyle besitzt (71, 64).

Die männlichen Blüten bestehen aus drei Staubblättern von demselben Bau wie in den Zwitterblüten.

Entwickelte Blüten wurden bei Hyères im Oktober beobachtet; sie erscheinen

aber in der Regel nicht alle Jahre und werden, wie oben erwähnt, an vielen Orten überhaupt nicht ausgebildet.

Von dem Bestäubungsvorgang gibt Delpino (32, II 1, S. 170) auf Grund der sehr sorgfältigen Schilderung der Blütenstände und Blüten durch Cavolini (26) eine ökologische Darstellung, wobei er wegen unverkennbarer Anklänge im Blütenbau die Auffassung ausspricht, dass *Posidonia* eine der submarinen Befruchtung angepasste Graminee sei. Die Zwitterblüten sind protogynisch und hierdurch, wie durch das Vorhandensein männlicher Blüten erscheint, da die Pollenzellen von den Strömungen des Wassers im allgemeinen in horizontaler Richtung fortgeführt werden, Kreuzbestäubung zwischen benachbarten Pflanzenstöcken gesichert.

Die Früchte scheinen im April (26) oder Mai des auf die Blüte folgenden Jahres zu reifen; ich habe im Wasser treibende Früchte im Juli (Agde) und im Dezember (Hyères) gesammelt, Germain de St. Pierre im Mai. Die Frucht ist glatt, steinfruchtartig, mit resistenter Fruchtwand, von der Form und Grösse einer mittelgrossen Olive; bei ihrer grünen Farbe ist man versucht, sie für ins Meer gefallene und an der Oberfläche fortschwimmende Oliven zu halten. Sie scheinen ziemlich lange Zeit schwimmen zu können, ohne sich zu verändern; nach Verlauf einer gewissen Zeit zerreisst aber das fleischige, ca. 3 mm dicke Perikarp, nachdem es sich durch Erweichung mehr oder weniger verändert hat, in Fetzen, die sich von der Basis nach der Spitze ablösen, und der zur Keimung sich anschickende Same fällt auf den Grund des Gewässers (65). Nach Piccone (119, 120) werden die Früchte durch Thunfische (*Thymnus vulgaris* Cuv.) verbreitet. Der Same ist länglich, zusammengedrückt, auf der einen Seite konvex, auf der andern von einer oberflächlichen Rinne durchzogen; sein Kern besteht nur aus dem Embryo, welcher gerade und schön grün ist. Das Würzelchen entspringt an einer neben dem unteren stumpfen Ende des Embryos liegenden Stelle, dessen oberes Ende geht in ein aus mehreren sehr jugendlichen, kurzen, häutigen Blättern gebildetes Knöspchen aus. Das äusserste dieser zweizeiligen Blätter besitzt zwei häutige, seitliche Anhängsel, welche die folgenden Blätter und das Knöspchen scheidenartig einschliessen. Auch der Embryo von *Posidonia* besitzt, wie der von *Zostera* und *Cymodocea*, einen sehr umfangreichen, fleischigen, unregelmässig eiförmigen, auf einer Seite konvexen, auf der andern rinnenförmig ausgehöhlten Teil: jenes Organ, welches Bornet bei *Cymodocea* als ein Würzelchen betrachtet und das man bei *Zostera* als Hypokotyl ansieht. Welches auch der morphologische Wert dieses schwer zu deutenden Organes sein mag, es stellt hier wie bei *Zostera* und *Cymodocea* einen Stärkebehälter, also ein Speicherorgan dar.

7. Familie. **Najadaceae.**

(Bearbeitet von P. Graebner.)

Wichtigste spezielle Literatur.[1])

1. Bailey, C. On the structure of Najas graminea Del. var. Delilei Magn. Journ. of Bot. Bd. 21. 1884. S. 304.

2. Braun, A. Revision of the genus Najas of Linnaeus. Journ. of Bot. Bd. 2. 1864. S. 274 ff.

[1]) Da viele bei den *Potamogetonaceae* aufgeführte Arbeiten auch hier wieder zitiert werden müssten, so sind diese, um Wiederholungen in dem Verzeichnis zu vermeiden, im Text als „*Potam.*“ mit der bei der *Potamogetonaceen*-Literatur S. 394 ff. angegebenen Nummer angeführt.

3. Campbell, A. Morphological study of Najas and Zannichellia. Proceed. Calif. Acad. sc. 3. ser. Bot. Bd. 1. 1897. Nr. 1.
4. Caspary, R. Die Hydrilleen (Anacharideen Endl.). Pringsheims Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. 1. 1858. S. 377—512.
5. Irmisch, Th. Beitrag zur Naturgeschichte von Stratiotes aloides. Flora 1865. S. 81—91.
6. Jönsson, B. Om befruktningen hos slägtet Najas samt hos Callitriche autumnalis. Lunds Univers. Årskr. Bd. 20. 1883—84.
7. Magnus, P. Beiträge zur Kenntnis der Gattung Najas L. Berlin. 1870.
8. — — Najadaceae in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. II. 1. S. 214—218.
9. — — Compt. rend. tr. 69. Soc. helv. sc. nat. Genève 1886. S. 99—101. — Arch. sc. phys. nat. 1886.
10. — — Über die Gattung Najas. Berichte der Deutsch. Botan. Gesellsch. Bd. 12. 1894. S. 214—224.
11. Rendle, A. B. A systematic revision of the Genus Najas. Transact. Linn. Soc. 2. ser. Bd. 5. 1899. S. 379. t. 39—42. Supplementary notes a. a. O. 1900. S. 437.
12. — — The British species of Najas. Journ. of Bot. Bd. 38. 1900. S. 105. t. 408.
13. — — Najadaceae in Engler, Pflanzenreich. IV. 12. 1901.
14. Roze, E. Sur le mode de fécondation du Najas major Roth et du Ceratophyllum demersum L. Bull. Soc. Bot. France. Bd. 39. 1892. S. 361—364.
15. Sauvageau, C. Sur la racine de Najas. Journ. de Botan. Bd. 3. 1899. S. 3—11.
16. Schumann, K. Morphologische Studien. 1892. S. 174.
17. Weiss, A. Untersuchungen über die Zahlen- und Grössenverhältnisse der Spaltöffnungen. Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 4. S. 189.

1. Gattung. **Najas L., Nixkraut.**

1. Sektion. *Eunajas* Aschers.

1. Najas marina L.

Die verbreitetste Art der Gattung, *N. marina* oder auch häufig *N. major* All. genannt, ist von den übrigen Arten der Gattung leicht dadurch zu unterscheiden, dass der Stengel und meist auch der Blattrücken bestachelt sind und die Blüten 2häusig sind, sich also nur männliche oder nur weibliche Blüten an einer Pflanze finden. Da ausserdem noch eine Reihe weiter unten zu erwähnender anatomischer Merkmale bei dieser Art allein vorhanden ist, bildet sie allein die Sektion *Eunajas*. Sie findet sich vorzüglich in Seen und Altwässern von Flüssen, selten in langsam fliessenden Gewässern oder im Brackwasser der Meeresbuchten. Sie bildet an den Standorten meist dichte Bestände, sowohl auf Schlamm wie auf Sandgrund, und schliesst sich bis zu einer Tiefe von 3 m (Caspary 4), selten etwas mehr, nach aussen meist der Rohrgraszone, zwischen die sie oft hineinragt, den *Nymphaeaceen* und kleinen *Potamogeten* an. Wie alle *Najas*-Arten ist sie einjährig.

Die Verbreitung reicht über den grössten Teil von Europa, dort findet sie sich stellenweise zerstreut bis fast häufig, hin und wieder jedoch ist sie auf weiten Strecken nicht nachgewiesen worden. Nach Norden nimmt sie bald ab, so dass sie z. B. im nördlichen Russland, sowie auf der ganzen skandinavischen Halbinsel fehlt. Ebenso ist sie auf den Britischen Inseln früher nicht bekannt gewesen, ist aber neuerdings[1]) an einigen unweit von einander liegenden Fundorten in Norfolk nachgewiesen worden. Im Mittelmeergebiete ist *N. marina* gleichfalls selten. — Die Verbreitung ausserhalb Europas ist eine sehr weite;

[1]) A. Bennett in Journal of Botany, Bd. 21 (1883), 246, 353, t. 241 und (Potam. 15, S. 370).

sie fehlt in keinem Kontinente ganz, so ist sie aus Asien, Nord- und Südamerika, sowie aus Australien bekannt, ebenso von den Polynesischen Inseln. Auf dem afrikanischen Festlande scheint sie indessen zu fehlen, da sie nur auf den Afrikanischen Inseln gefunden wurde.

Die Keimung der Früchte ist zuerst von Irmisch (5) und dann von Caspary (4) eingehend studiert worden. Ersterer gibt an, dass die Samenschale sich nur der Länge nach spalte, sich also ähnlich wie die von *Zannichellia* (vgl. oben S. 510, Fig. 273, 6) verhalte, während Caspary ausserdem einen Querriss nach dem unteren Ende der Samenschale beobachtete, durch den die letztere in zwei ungleiche Teile zerspalten wurde, der obere, also der grössere von beiden, wurde dann oft von dem Kotyledon wie eine Mütze in die Höhe gehoben. Der Keimling, der mit einem ziemlich grossen hypokotylen Gliede und einer Hauptwurzel versehen ist, tritt bald mit diesen Teilen und dem Kotyledon aus dem Samen hervor. Am oberen Ende der Wurzel bilden sich alsbald zahlreiche Wurzelhaare aus. Der Kotyledon besitzt am Grunde eine deutlich ausgebildete Scheide, die mit ihren Rändern übereinandergreift und sich eng an die Fortsetzungsknospe anschliesst, die Spreite stellt ein fast stielrundes, nach oben zugespitztes Gebilde dar. Bereits am Grunde der Scheide des Kotyledon befinden sich im Innern 2 Squamulae intravaginales (vgl. näheres über diese S. 417), die zuerst Irmisch (5 und Potam. 89) beobachtete. Aus der Scheide des Kotyledon erscheint dann sehr bald das erste Blattpaar, dessen Blätter in einem spitzen, fast rechten Winkel zu dem Kotyledon gestellt sind. Das untere Blatt des Paares greift mit seinem unteren Rande etwas über den Grund des oberen, welches mit seinen über einander greifenden Rändern den Stengel umfasst.

Die Hauptwurzel, die bei der Keimung aus dem Samen entspringt, dauert meist nicht lange und dient nur zur Verankerung der jungen Pflanze. Sehr bald, meist schon die Scheide des Kotyledon durchbrechend, entsteht eine Seitenwurzel, und zwar die erste etwa in der Mediane des Kotyledon, wie Magnus bemerkt, also auf das erste Blattpaar bezogen zwischen den Blättern seitlich. Diese Stellung entspricht dann völlig der der folgenden Wurzeln, die stets seitlich zwischen den Blättern eines Paares entstehen. Im weiteren Verlaufe entstehen dann die Wurzeln mehr oder weniger einseitswendig (sehr selten nach beiden Seiten) und zwar, wie weiter unten zu erwähnen sein wird, entgegengesetzt der Seite der Blütenanlagen.

Die Anatomie der Wurzeln ist eine sehr einfache; sie ist sehr eingehend von Sauvageau (15, S. 3—11) untersucht worden.[1] Der Zentralzylinder ist stark reduziert, er besteht fast nur aus 2—4 Kreisen dünnwandiger Zellen, die sich um den mittleren Gefässgang gruppieren und denen sich nach aussen die dünnwandige Endodermis anlagert (Fig. 300, 2). Die Oberhaut trägt ziemlich lange Wurzelhaare, die von kleinen, auf der Fläche rundlich erscheinenden Zellen ausgehen, welche mit langgestreckten Zellen der Oberhaut, die niemals Wurzelhaare tragen, abwechseln und auf dem Längsschnitt wie zwischen diese eingeklemmt erscheinen. Das sehr entwickelte Rindenparenchym lässt grosse Interzellularräume zwischen den stark abgerundeten, nach innen kleiner werdenden Zellen. In den Zellen des Zentralstranges lassen sich, wie schon Schenck (Potam. 144, S. 63) vermutete und Sauvageau (a. a. O.) bestätigt, deutlich Siebröhrengruppen nachweisen.

Der mitunter bis fast 5 dm lange, meist nicht über 1 mm dicke Stengel trägt im weiteren Verlaufe stets weitere Blattpaare, von denen das untere das obere mehr oder weniger deutlich umfasst. An jedem Paare findet sich in der Achsel des unteren eine Knospe, desgleichen ein Seitenspross, das obere

[1]) Vgl. auch Van Thieghem, Symétr. de struct. S. 170, t. VI, Fig. 41.

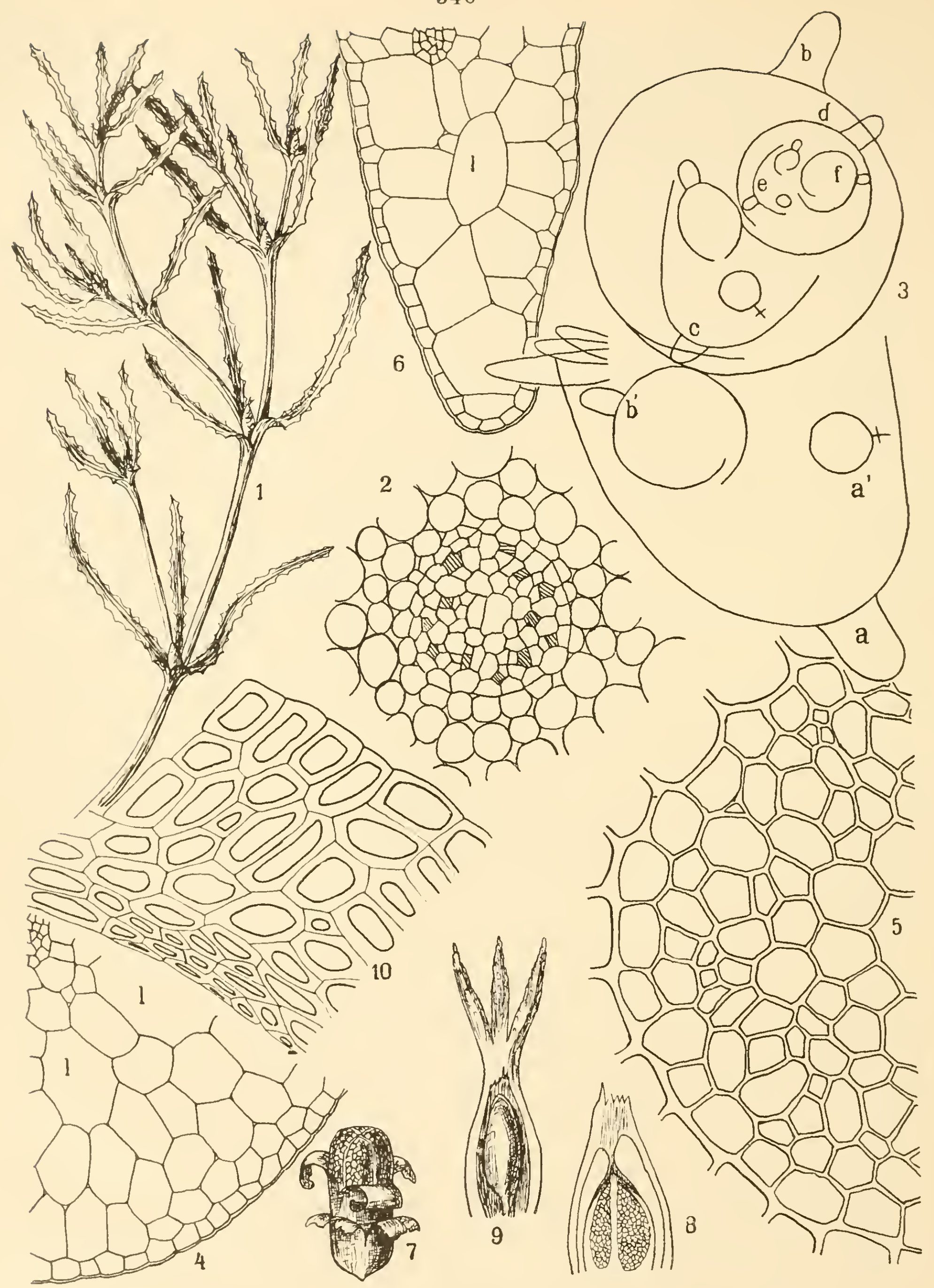


Fig. 300. *Najas marina.*

1. Habitusbild der Pflanze. 2. Querschnitt durch die Wurzel; das Schraffierte Siebröhren. 3. Blattstellung, a und b, c und d, e und f Blätter der Hauptachse; b′ grundständiges stengelumfassendes Laubblatt des Zweiges aus Blatt a, a′ die am Grunde dieses Zweiges stehende weibliche Blüte. 4. Querschnitt durch den Stengel, 54:1; l Luftgänge. 5 Querschnitt durch den Zentralzylinder des Stengels, ca. 350:1. 6. Querschnitt durch das Blatt, 60:1; l Luftgang. 7. Männliche Blüte, aufgesprungen. 8. Männliche Blüte im Längsschnitt vor dem Aufspringen. 9. Weibliche Blüte, der Fruchtknoten im Längsschnitt. 10. Stück der Samenschale im Querschnitt, 103:1. (Meist nach Magnus, 2 nach Sauvageau).

Blatt besitzt keine Achselknospe. Diese Ordnung beginnt schon am zweiten Blattpaare der jungen Pflanze und bleibt bis in die obersten Teile erhalten. Die nächstfolgenden Paare stehen zum vorhergehenden stets in einem spitzen Winkel, so dass die Stellung im ganzen eine spiralige wird (Fig. 300, 3). Die unteren Stengelglieder sind bis 1 dm lang, die oberen sehr kurz.

Die Seitensprosse in der Achsel eines der unteren Blätter der Paare beginnen wenigstens an der jugendlichen Pflanze zunächst mit einem das Ursprungsblattpaar im spitzen Winkel kreuzenden Blattpaare, von dem das unterste klein und schuppenförmig ist und eine Knospe in der Achsel trägt. Die folgenden Blattpaare stehen dann stets wieder unter demselben Winkel und sind denen des Hauptsprosses ähnlich.

Die anatomischen Verhältnisse sind bei *N. marina* die kompliziertesten der Gattung. Aussen befindet sich bei dieser Art eine wohldifferenzierte, durch die Kleinheit der Zellen sehr ausgezeichnete Epidermis, die von einer dünnen Cuticula überzogen ist. Unterhalb derselben findet man 3—4 Schichten ziemlich stark gegen einander abgeplatteter Parenchymzellen (Fig. 300,4). Daran schliessen sich nach innen radial-gestreckte, grosse Interzellularräume darstellende Luftgänge, die fast stets durch ein-, selten zweischichtige Wände von einander getrennt sind, und an die nach innen zu wieder 2—3 Schichten von Parenchymzellen angelagert sind, die an die Endodermis anschliessen. Die den Zentralzylinder umschliessende Endodermis ist, wie auch die übrigen Zellen des Zentralstranges, dünnwandig; sie besteht aus ungleich grossen, deutlich mit Caspary'schen Punkten versehenen Zellen. Der Zentralstrang (Fig. 300, 5) selbst besitzt in seiner Mitte einen Kanal, dem Xylemgange der *Potamogetonaceae* entsprechend, der durch die Resorption meristematischer Zellen im Innern entsteht. Diese Zellen werden also nicht, wie bei den meisten *Potamogeten*, vor der Auflösung zu Gefässen ausgebildet, sondern verschwinden frühzeitig. Die äusseren Wände der Zellen bleiben erhalten, so dass also der Kanal von einer Membran umgeben ist. Ausserhalb des Kanals liegt ein Kranz ziemlich gleichgrosser grosslumiger Zellen, der grössten des Zentralstranges. Die übrigen Zellen des Zentralstranges sind ungleichmässig gross und dabei gleichartig dünn. Nach Schenck (Potam. 144, S. 41) ist es nicht zweifelhaft, dass die nach Magnus (7, S. 48) sämtlich langgestreckten Zellen zwischen der Schutzscheide und den Kanalwandungszellen eine Phloëmzone darstellen, wie es ja auch den fast gleichartigen Verhältnissen bei einigen *Potamogeten* und namentlich bei *Zannichellia* entspricht. Die Zellgruppen des Querschnittes würden danach Siebröhren mit Geleitzellen sein. — An den Stengelknoten verbreitert sich der Zentralstrang nach Magnus (7, S. 48) zu einer breiten, aus gleichmässigem, ziemlich grosszelligem Parenchym gebildeten Platte, von deren Peripherie die Gefässbündel für die Blätter und den Spross abgehen. Unter dieser gleichmässig parenchymatischen Platte an den Knoten hört der zentrale Xylemgang auf, um darüber wieder zu beginnen; er ist also stets an den Knoten unterbrochen, an denen die Resorption der Zellen aufhört.

Die Blätter besitzen am Grunde eine dem Stengel mehr oder weniger anliegende Scheide. In jeder Scheide finden sich 2 Achselschüppchen (Squamulae intravaginales). Die Scheide jedes unteren Blattes eines Paares umfasst die des oberen, und beide bilden mit dem untersten, fast grundständigen Blatte des in der Achsel des unteren von beiden stehenden Seitenzweiges einen scheinbaren dreigliedrigen Blattquirl (Fig. 300, 1). Die Gestalt der Spreite ist einigermassen wechselnd (2). Zumeist ist sie im wesentlichen linealisch, an den Rändern ebenso wie am Rücken ausgeschweift stachelig gezähnt. Die Stachelzähne endigen ebenso wie diejenigen, welche wie bemerkt bei dieser Art am Stengel vorhanden sind, in eine braune Stachelzelle.

Nach der wechselnden Gestalt der Blätter, mit der zumeist auch andere Merkmale, wie die Dichtigkeit der Verzweigung, die Grösse der Früchte u. s. w. abändern, unterscheidet man eine Reihe von Formen, die z. T. vielleicht nur Standortsverhältnissen ihre Entstehung verdanken, aber doch zumeist sehr auffällig sind. Die verbreitetste Form, die von Rendle var. *communis* genannt wird, besitzt ungezähnte Scheiden, bis 3 cm lange breit-linealische Blätter, deren jederseits zu 4—8 stehende Zähne kürzer als die Blattbreite sind; zwei der Zähne sind meist dem Endzahn genähert. Auf dem Blattrücken stehen 1 bis 4 Stacheln, während die Stengelglieder meist je 10—40 Stacheln tragen. Zu dieser Abart gehören noch 2 Abänderungen, var. *luxurians* Rendle, mit bis 4 cm langen Blättern, die bisher nur bei Erlangen beobachtet wurde, und die in brackischen Gewässern in der Nähe der Ostseeküste nicht allzuselten vorkommende var. *angustifolia* (A. Br.) mit gleichfalls bis 4 cm langen, aber schmal-linealischen, jederseits 5—10, auch vom Endstachel etwas entfernte, kurze Stacheln tragenden Blättern und fast unbestacheltem Stengel. — Die übrigen Formen besitzen alle jederseits 2—4 Zähne an den Blattscheiden. Var. *multidentata* (A. Br.) hat bis 2,5 cm lange, breit-linealische Blätter mit jederseits 8—10 rechtwinklig abstehenden Zähnen, von denen die obersten dem endständigen genähert sind; sie kommt namentlich im nordöstlichen Deutschland, aber auch in der Rheinprovinz vor. Sehr auffällig ist die var. *brevifolia* Rendle mit nur 1—1,5 cm, selten bis 2 cm langen, breit-linealischen, jederseits etwa 5 rechtwinklig abstehende Zähne tragenden Blättern, deren oberste Zähne unter sich und dem Endzahn genähert sind; die Zähne der Blätter und ihrer Scheide sind ziemlich gross; der Stengel ist ziemlich dicht bestachelt. An der Ostseeküste ist diese Abart in Neuvorpommern mehrfach beobachtet (Potam. 15). Var. *intermedia* (Wolfg.), die meist schon durch ihren reichlicher verzweigten und spärlich bestachelten Stengel auffällt, besitzt bis 2 cm lange, schmal-linealische, jederseits mit 5—7 aufrecht abstehenden Zähnen versehene Blätter. Die obersten Zähne sind meist von den endständigen entfernt; diese Form ist in Mitteleuropa zerstreut. Ausser den hier aufgeführten Formen kommen ausserhalb Mitteleuropas noch eine ganze Reihe von Abarten, die durch die Blattgestalt etc. verschieden sind, vor; vergleiche darüber namentlich Rendle (13), der leider nicht alle Literatur über *Najas* (z. B. Pot. 15) berücksichtigt hat.

Der anatomische Bau der Blätter ist ein sehr einfacher, das Blatt wird von einem Mittelnerven ohne jeden Seitennerven durchzogen. Auf dem Querschnitt bildet der Mittelnerv etwa in der Mitte eine Gruppe kleiner Zellen. Wie der Zentralstrang des Stengels ist er auch von einem Xylemgange durchzogen, der etwas exzentrisch der Blattoberseite genähert liegt und meist wenig grösser als die umgebenden Zellen ist. Ein Kranz von 5—6 ziemlich gleichmässigen Zellen umgibt den Kanal; diese Zellen grenzen an der Blattoberseite direkt an das Blattparenchym, während sie an der Seite und unten in das kleinzellige übrige Gewebe eingebettet liegen (Fig. 300, 6), nach der Unterseite schliessen sich meist noch 1—2 Schichten kleiner Zellen an, nach der Seite zu 2—3. Das Gefässbündel erhält dadurch eine längliche Querschnittsgestalt. Rings um den Mittelnerven liegt das sehr grosszellige Blattparenchym, welches gegen die obere und untere Epidermis 2—3 Zellschichten stark ist, nach der Seite zu zunächst 1—2 Zellschichten stark das Gefässbündel umgibt, dann jederseits mit einer Schicht einen Luftkanal einschliesst und an den Seiten die Blattränder mit 4—5 oft sehr ungleich grossen Zellen ausfüllt. Das ganze Gebilde ist aussen von einer kleinzelligen Epidermis umgeben, die nach Magnus keinerlei Spaltöffnungen besitzt, was Weiss (17) behauptet hatte. Die Zähne des Blattes bestehen entweder nur aus der oben erwähnten braunen Stachelzelle oder zumeist aus einer aus mehreren Zellen gebildeten Hervorragung des Blatt-

randes, der dann von den braunen Zellen gekrönt ist. Die Zähne der Blattscheide sind selten wie die des Blattrandes gebaut, sondern bald mehr, bald weniger entwickelt, und zwar sind nach Magnus (7) sehr häufig bei starker Entwickelung der Blattzähne die Scheidenzähne sehr klein und umgekehrt bei kleinen Blattzähnen die Scheidenzähne oft stark und gross. Die Squamulae intravaginales sind kleine, oft unregelmässige, schiefe, stumpfe, ziemlich vielzellige Gebilde (13. S. 9. Fig. 24).

Die Blüten sind bei dieser Art, wie bemerkt, zweihäusig verteilt. Ihre Stellung ist einigermassen kritisch und deshalb lange strittig gewesen. Wie oben beschrieben, beginnt ein normaler, nicht blütentragender Laubspross am Grunde mit einem Blattpaare, von denen das eine schuppenförmig ausgebildet ist; in der blütentragenden Region ändert sich das Verhältnis nun insofern, als an Stelle des schuppenförmigen Blattes die Blüte steht (Fig. 300, 3). Magnus hat in seiner grundlegenden Arbeit (7) über den morphologischen Aufbau der Gattung diese Verhältnisse klargelegt und trotz mehrfacher Widersprüche und anderweitiger früherer Deutungen hat sich die von ihm gegebene Darstellung Anerkennung verschafft. Irmisch hielt (5) die Blüten der *Najas*-Arten für endständig an ganz kurzen Seitenzweigen, die nur ein Laubblatt (das der Blüte gegenüberstehende, scheinbar das dritte Blatt im Quirl des vorhergenden Blattpaares) tragen, in dessen Achsel dann wieder der Fortsetzungsspross stände. Nach Magnus (a. a. O.) findet sich in der Entwickelungsgeschichte kein Anhalt für diese Deutung. Blüten und Fortsetzungsspross entstehen gleichzeitig aus einem Höcker. Die Blüte entspricht danach morphologisch dem ersten, unteren Blatte des untersten Paares. Der Stengel über den Blüten wird mehr oder weniger von der Scheide des einzelnen Blattes umfasst, indem die Ränder bald rechts, bald links übergreifen; ein Verhältnis, welches auch nicht zustande kommen könnte, wenn die Blüten endständig, der Fortsetzungsspross also achselständig und damit die Verzweigung von *Najas* in der Blütenregion eine sympodiale wäre. In den oberen Stengelregionen, namentlich wenn die Intensität des Zuwachses nachlässt, kommen die Achselsprosse, soweit sie laubblattragend sind, oft nur mangelhaft zur Ausbildung, oft verkümmert der ganze Seitenspross oberhalb der noch kräftig ausgegliederten Blüten. Die Blüte erscheint dann endständig, aber auch das der Blüte gegenüberstehende Laubblatt verkümmert mehr und mehr, sodass die Blüte dann achselständig in der Achsel des unteren Blattes eines Paares des Zweiges nächsthöherer Ordnung wird. An diesem Paare steht, wie oben angeführt, die Seitenwurzel, soweit (im unteren Teile der Pflanze) eine solche vorhanden ist. An der der Blüte entgegengesetzten Seite, an der am Achselspross des unteren Blattes die Blüte steht, ist dieses letztere weniger breit, namentlich die Seite der Scheide schwächer entwickelt, daher ist das untere Blatt deutlich unsymmetrisch.

Die männliche Blüte besteht aus einem zentralen 4fächerigen Staubbeutel und aus zwei diesen umgebenden durchscheinenden Blütenhüllen (Fig. 300, 7, 8). Von den beiden Blütenhüllen steht die äussere etwas tiefer als die innere, sie bestehen aus 2—3 Zellschichten, einer äusseren mit breiteren und tieferen und einer inneren mit wenig schmäleren, bedeutend flacheren Zellen, die daher viel breiter als tief sind; diese innere Zellschicht verdoppelt sich mitunter. Zerstreute Gruppen von 4—5 Zellen an der inneren Zellschicht der äusseren Hülle führen einen roten Zellsaft. Die äussere Hülle, die Rendle als Spatha bezeichnet, ist in einem kurzen Schnabel verlängert, der an seinem Rande meist 1—4 kurze, braune Stachelzähne besitzt. Die innere Hülle ist an der Spitze in zwei grosse, stumpfe, keulig angeschwollene Lappen verdickt. Die Anthere selbst ist aussen nur von einer einzelligen Schicht umgeben, deren innere Zellwände bei der Reife meist schon vollständig durch Resorption verschwunden

sind. Die einzellige Wand der Anthere und die innere Hülle sind mehr oder weniger weit, meist fast bis zur Spitze miteinander verbunden. Bei der Reife wird der Achsenteil der Blüte, der sich durch die verschieden hohe Insertion der Blütenhüllen bemerkbar macht, etwas gestreckt; der Staubbeutel mit der inneren Hülle wird dadurch in die Höhe gepresst und sprengt die äussere Hülle an deren Schnabelteil an der Spitze in unregelmässige Lappen, welche alsbald zurückschlagen. Die Anthere selbst und die sie umgebende innere Hülle zerreissen dann von der Spitze bis etwa zur Mitte durch 4 Längsrisse in 4 Lappen, die sich zurückrollen (Fig. 300, 7) und dadurch den Pollen entlassen (7, S. 23).

Die weibliche Blüte (Fig. 300, 9) besitzt bei unseren Arten keine Blütenhülle, sondern besteht nur aus dem Fruchtblatte, welches Magnus wegen der Analogie mit den männlichen Blüten als innere Blütenhülle anspricht, und der Samenanlage. Das Fruchtblatt ist am Grunde bauchig, verlängert sich über der Samenanlage zu einem kurzen Griffelkanal, der sich oberwärts in 3 lange, spitz endigende Narbenschenkel teilt. Die Narbenschenkel tragen innen seitlich und oben papillenartig aufgetriebene Zellen, nur bei Arten der Gruppe *Americanae* an der Spitze mitunter einen Stachel (Stachelschenkel Magnus). Das Fruchtblatt ist anatomisch den Blütenhüllen der männlichen Blüte sehr ähnlich gebaut; auch bei ihm finden sich in der Innenschicht einzelne oder Gruppen von 2 bis 5 Zellen, die mit rotem Zellsaft erfüllt sind. — Die Samenanlage ist aufrecht und anatrop, sie besitzt 2 Integumente; ihre Entwicklungsgeschichte ist von Hofmeister (Allg. Morph., Bd. I; Fig. 14) und namentlich von Magnus (7, S. 30, T. II) eingehend geschildert.

Die Bestäubung geht, wie bei allen *Najas*-Arten, unter Wasser vor sich. Der Pollen muss also frei durch das Wasser auf die Narbe gebracht werden, ebenso wie bei den Seegräsern. Da man in den Antheren von *Najas* aber keinen konfervoiden, d. h. fadenförmigen Pollen findet, wie bei den genannten Meeresbewohnern, nahm Jönsson (6) an, dass der Pollen im Wasser langsam herabsinke und so auf die Narben gelange. Rendle (13, S. 5) hält dies für sehr wahrscheinlich, da z. B. die äussere Hülle mehrerer Arten mitunter einseitig an der nach aussen gewendeten Seite aufreisse und dadurch die Anthere seitlich herausgedrängt werde, also seitlich abstehe, und da bei den einhäusigen Arten die männlichen Blüten höher stehen als die zu gleicher Zeit entwickelten weiblichen. Magnus (8, S. 216) hat indessen gerade bei *N. marina* beobachtet, dass der Pollen häufig bereits in den Antheren, ehe er frei wird, zu einem langen Pollenschlauch auskeimt und dann erst in dieser Form verbreitet wird, dass die Bestäubung hier also im wesentlichen mit der von *Zostera* u. s. w. übereinstimmt (9).

Die Früchte dieser Art besitzen im frischen Zustande ein meist deutlich fleischiges Perikarp; sie sind länglich-eiförmig, am Grunde mit einem kurzen Stiel versehen, nach beiden Seiten verschmälert, hell graugelb bis bräunlich und von dem kurzen Griffelrest gekrönt. In der Grösse sind sie sehr wechselnd. — Der Samen besitzt eine derbe Samenschale, die bei *N. marina* aus einem vielschichtigen Steinparenchym besteht, dadurch ist diese Art von allen anderen verschieden. Nach Magnus (7, S. 41) wird die Samenschale lediglich aus dem äusseren Integument gebildet, welches beim Heranwachsen des Samens sich durch zahlreiche Zellteilungen in tangentialer Richtung stark verdickt. Die inneren Zellen der Samenschale sind klein und fast ganz in radialer Richtung zusammengedrückt, liegen also flach auf dem Embryo (Fig. 300, 10); die äusseren sind gross, grosslumig und die äussersten sogar etwas radial gestreckt. Die Dicke der Samenschale ist an demselben Samen ringsum ungefähr die gleiche, nur an der Raphe findet sich eine dünnere Stelle; dagegen ist die Dicke bei verschiedenen Formen sehr verschieden, sie

schwankt nach Magnus (7, S. 42) zwischen 4 und 10, meist beträgt sie 8 bis 10 Zellschichten. Das fleischige Gewebe der Frucht, wie auch dünnbleibende Zellen an der Raphe gehen meist bald zu Grunde. Die Samen besitzen kein Nährgewebe, die Zellen des inneren Integumentes u. s. w. verschwinden bald völlig. Der Keimling ist gerade, besitzt ein grosses hypokotyles Glied, ein Würzelchen und eine sehr stark entwickelte Plumula.

Wie bemerkt, ist die Grösse der Früchte sehr wechselnd, ebenso die Struktur der Samenschale (vgl. 13, S. 9; Fig. 3, A—Q). Von den oben (S. 548) aufgeführten Abänderungen, die besonders durch die Abweichungen in der Blattform auffallen, sind einige auch durch die Gestalt der Früchte ausgezeichnet. Zumeist, so bei der var. *communis* Rendle, sind die Früchte 4—8 mm lang, bei den anderen Abarten meist kleiner, so z. B. bei der Brackwasserform *angustifolia* (A. Br.) nur 4—4.5 mm; sehr klein sind sie auch bei var. *intermedia* (Wolfg.), bei der sie nur eine Grösse von 3—4 mm erreichen. Besonders bemerkenswert durch die Fruchtbildung ist die in der Tracht einer grossen kräftigen Form der var. *communis* ähnliche Rasse *polonica* (Zalewski), deren Früchte etwa $1^1/_2$ mal so gross als bei den typischen *N. marina* sind; sie sind eiförmig, stumpf, 4kantig, mit je 1—2 deutlich vorspringenden, bis 2 mm langen zahnartigen, heller gefärbten Höckern an jeder Kante. Die Rasse wurde bisher nur in Polen beobachtet.

2. Sektion. *Caulinia* (Willd.).

Die Arten der Sektion *Caulinia* werden in zwei Gruppen zerlegt und zwar erstens in die *Americanae* Magn., die im wesentlichen dadurch ausgezeichnet sind, dass die Blattscheiden sich nach oben verschmälern und allmählich in den Grund der Blattspreiten übergehen; zu ihnen gehört von unseren Arten nur *N. flexilis*. Die zweite Gruppe, *N. minor* und *N. graminea* umfassend, die *Euvaginatae* Magn., besitzt stets scharf gegen den Grund der Blattspreiten abgesetzte Scheiden.

In ihrem ökologischen Verhalten zeigen die drei hierher gehörigen Arten viele Übereinstimmungen, deshalb sollen diese hier auch gemeinsam behandelt werden. In der Keimung und dem morphologischen Aufbau sind sie, soweit bekannt, im wesentlichen der *N. marina* ähnlich, nur findet sich wenigstens bei *N. flexilis* und *N. minor* am Grunde der Pflanze eine eigenartige schraubelartige Verzweigung. Zwischen dem Kotyledon und dem ersten Blattpaar ist ein deutliches Internodium entwickelt, diesem ersten Paare folgt ganz unmittelbar ohne gestrecktes Internodium das zweite, welches (wie normal in der Achsel des unteren Blattes) eine Knospe trägt. Diese Knospe entwickelt sich zu einem Spross, der, wie die von *N. marina*, am Grunde ein knospentragendes Schuppenblatt besitzt; aus der Achsel dieses Blattes kommt wieder ein ebenso gestalteter Spross und so fort, bis die Ausbildung des Schuppenblattes unterbleibt und eine Blüte an seine Stelle tritt. Auch die Stellung der Blätter ist bei diesen Arten etwas abweichend; die Paare kreuzen sich unter grösserem Winkel, der bei *N. minor* fast zu einem rechten wird (Fig. 302, 1). Der Stengel trägt niemals Stacheln.

Der anatomische Bau des Stengels der Sektion *Caulinia* ist namentlich dadurch von dem von *N. marina* verschieden, dass um den ähnlich gebauten, auch von einer Schutzscheide umgebenen Zentralzylinder nur eine Schicht von Parenchym gelagert ist, die die Luftgänge der Rinde vom Zentralzylinder trennt (Fig. 302, 2). Die Luftgänge sind durch einschichtige Wände von einander gesondert und nach aussen zu sind an sie noch 2 Schichten von Parenchym angelagert, deren äussere die Epidermis darstellt, die bald als solche deutlich kenntlich ist, bald sich nicht von der inneren Schicht unterscheidet (7, S. 49).

Die den Zentralzylinder, desgleichen die Schutzscheide umgebenden Parenchymzellen besitzen erheblich dickere Zellwände als die äusseren. Die Platte an den Stengelknoten ist der von *N. marina* ganz ähnlich ausgebildet. Der Vegetationskegel ist, namentlich bei *N. graminea*, schlanker gebaut.

Die Blätter, die niemals Zähne auf dem Blattrücken tragen, sind gleichfalls in ihrem anatomischen Bau verschieden von denen der Sektion *Eunajas*. Es fehlt den Blättern die kleinzellige Epidermis vollständig, denn die äussere Lage des grosszelligen Gewebes hat diese Funktion übernommen. Das zentrale Leitbündel wird von 6—8 grossen Parenchymzellen umgeben, denen sich jederseits ein grosser Luftgang anschliesst (Fig. 302, 3); an der Ober- und Unterseite ist den Parenchymzellen nur die äussere Zellschicht angelagert, die auch die Luftgänge von der Aussenwelt trennt. Jederseits der Luftgänge beginnt die mehr oder weniger ausgeprägte zweischichtige Blattspreite, deren äusserer Rand wieder einschichtig ist. Die das Leitbündel umgebenden Zellen sind die grössten des Blattes und stets mit Stärke dicht gefüllt (7, S. 50).

Die Blüten sind, wie schon oben bemerkt, bei den hierhergehörigen Arten einhäusig verteilt. An den jungen Pflanzen entwickeln sich zunächst meist nur männliche Blüten, die aber, wie Magnus beobachtete, sehr bald verfaulen und dann fast spurlos verschwinden; selten finden sich vom 4. Blattpaare ab bereits weibliche Blüten. An den seitlichen Auszweigungen sind meist schon weibliche Blüten vorhanden und in den höheren Regionen der Pflanzen sind männliche und weibliche Blüten, wie es scheint, regellos angeordnet. Mitunter sind die Blüten durch Verkümmerung von Trieben zu mehreren genähert. — Die männlichen Blüten besitzen eine ein- oder vierfächerige Anthere. An den weiblichen Blüten ist das Fruchtblatt in einen längeren Hals als bei *N. marina* ausgezogen.

Im Bau der Samenschale sind die Arten der Sektion *Caulinia* in vielen Punkten übereinstimmend. Das äussere Integument, aus dem sich die Samenschale bildet, besteht aus 3 Zellschichten; nur an der Raphe ist sie mehrschichtig. Das Leitbündel der Raphe ist zwischen der zweiten und dritten Zellschicht eingelagert; letztere bildet sich dann häufig zu mehreren Zellschichten um.

2. Najas flexilis Rostk.

Diese Art findet sich in Seen mit Sand- oder Schlammgrund bis zu einer Wassertiefe von 2 m in Mitteleuropa nur an wenigen Orten im östlichen Teile des norddeutschen Flachlandes, in den Provinzen Brandenburg, Pommern, West- und Ostpreussen. — Ausserhalb Mitteleuropas ist sie weit verbreitet in Irland, Schottland, Schweden, Finnland und dem nördlicheren Russland, namentlich in Nordamerika, wo auch alle ihre nächsten Verwandten wohnen.

Die Pflanze ist ziemlich zart und im lebenden Zustande biegsam. Der Stengel ist meist 1—3 dm lang, oft fast fadenförmig, kaum über 1 mm dick. Die unteren Stengelglieder werden bis 5 cm lang. Anatomisch ist der Stengel dadurch ausgezeichnet, dass die beiden äusseren Zellschichten des Rindenparenchyms nicht gleich gross sind, dass vielmehr die Epidermis durch erheblich kleinere Zellen von dem Rindenparenchym abgesetzt ist.

Die Blätter (Fig. 301, 1) sind etwa 2 cm lang, meist gerade, schmallinealisch, etwa 1 mm breit, zugespitzt und wie die nach oben allmählich verschmälerten Scheiden begrannt-feingezähnelt. Die zweischichtige, sich den Luftgängen anschliessende Blattfläche ist bei dieser Art sehr entwickelt (Fig. 301, 2), die Zellen der Unterseite sind kleiner als die der Oberseite. Die Zellen jeder Schicht sind gleichmässig ausgebildet, nur die Zellen der 2 bis 3 äusseren Randreihen sind unbedeutend länger gestreckt (7, S. 51). Die Zähne der Blätter bestehen nur aus einer einzigen Stachelzelle, die über den geraden Rand des Blattes hinausragt.

Die männlichen Blüten (Fig. 301, 3) besitzen eine nur einfächerige Anthere. Die äussere Hülle ist in einen gegen *N. marina* verhältnismässig langen Schnabel ausgezogen, der oben 4 bis 7 braune Zähne trägt. Die innere Hülle endet ebenfalls in zwei kurze, keulenförmig angeschwollene stumpfe Lappen und verwächst bis weit herauf mit der Wand des Staubbeutels. Wie bei *N. marina* streckt sich dann das Stengelglied zwischen der inneren und äusseren Hülle, die Anthere wird dadurch in die Höhe gehoben und zersprengt den Schnabel der äusseren Hülle. Die Anthere springt auf und wird durch das Auseinanderklaffen der beiden Lappen der inneren Hülle geöffnet. — Die weibliche Blüte (Fig. 301, 4) ist

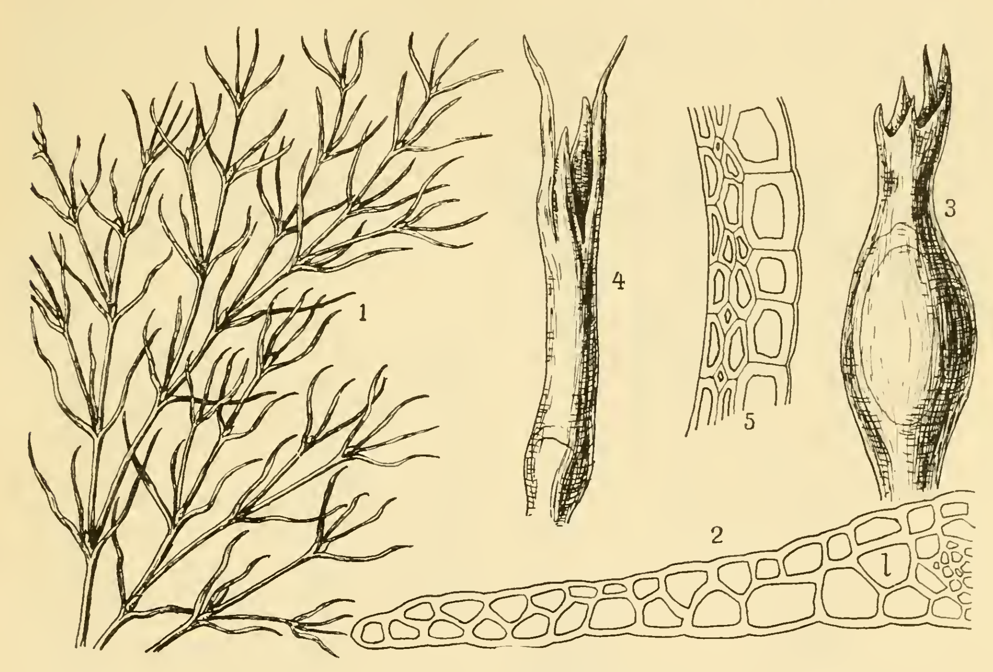


Fig. 301. *Najas flexilis.*
1. Habitusbild; 1:1. 2. Querschnitt des Blattes, l Luftgang; 152:1. 3. Männliche Blüte kurz vor dem Aufspringen; 34:1. 4. Weibliche Blüte; 28:1. 5. Querschnitt durch die Samenschale; 198:1. (1 Orig., 2—5 nach Magnus).

gleichfalls nackt, besitzt aber vier Schenkel, von denen zwei sich gegenüberliegende mit ziemlich breitem stumpfem Rande Narbenpapillen tragen, während die beiden anderen sich mit diesen kreuzenden lang vorgezogen sind und in eine scharfe Spitze mit einer braunen Stachelzelle endigen, also Stachelschenkel darstellen; sie besitzen nur im unteren Teile Narbenpapillen (7, S. 20).

Die Frucht ist länglich-eiförmig bis kurz-zylindrisch, nach beiden Seiten verschmälert, etwa 2 mm lang und 1 mm dick, gelblich. Die glatte Samenschale hat an den Zellen der äusseren Schicht allseitig stark verdickte und getüpfelte Wände, die zu einer spiegelglatten skulpturlosen Fläche aneinander schliessen, durch die die Samen dieser Art sehr ausgezeichnet sind (Fig. 301, 5). Die Zellen der beiden inneren Schichten besitzen gleichfalls stark verdickte, getüpfelte Wände, sind aber viel kleiner als die der äusseren Schicht.

3. Najas minor All. 4. N. graminea Del.

Wie S. 551 bemerkt, sind beide unsere Vertreter der Gruppe *Euvaginatae* Magn., die namentlich durch die deutlich von den Blattspreiten abgesetzten

Scheiden ausgezeichnet ist. Bei beiden Arten gehen die Ränder der Blattscheiden senkrecht von der Spreite ab oder die Scheiden besitzen deutliche Öhrchen. Die äussere Hülle der männlichen Blüten geht in einen Schnabel aus, der in Stachelzähne endigt oder ohne solche ist oder in 2 stumpfe Lappen endigt. Die weiblichen Blüten sind auch bei unsern Arten dieser Gruppe ohne Blütenhülle, bei ausländischen Arten findet sich eine gezähnte oder selten ungezähnte Blütenhülle. Die Narben besitzen keine Stachelschenkel.

N. minor All. wächst meist in Seen und Altwässern mit Schlammgrund bis zu einer Tiefe von 4,5 m, seltener in Gräben. Ihre Verbreitung in Mitteleuropa ist eine ähnliche wie die von *N. marina*, doch ist sie im nordöstlichen Teile erheblich seltener, dagegen im südlichen meist häufiger als diese. Im westlichen Mitteldeutschland ist sie selten. Ausserhalb Mitteleuropas ist die Art in Frank-

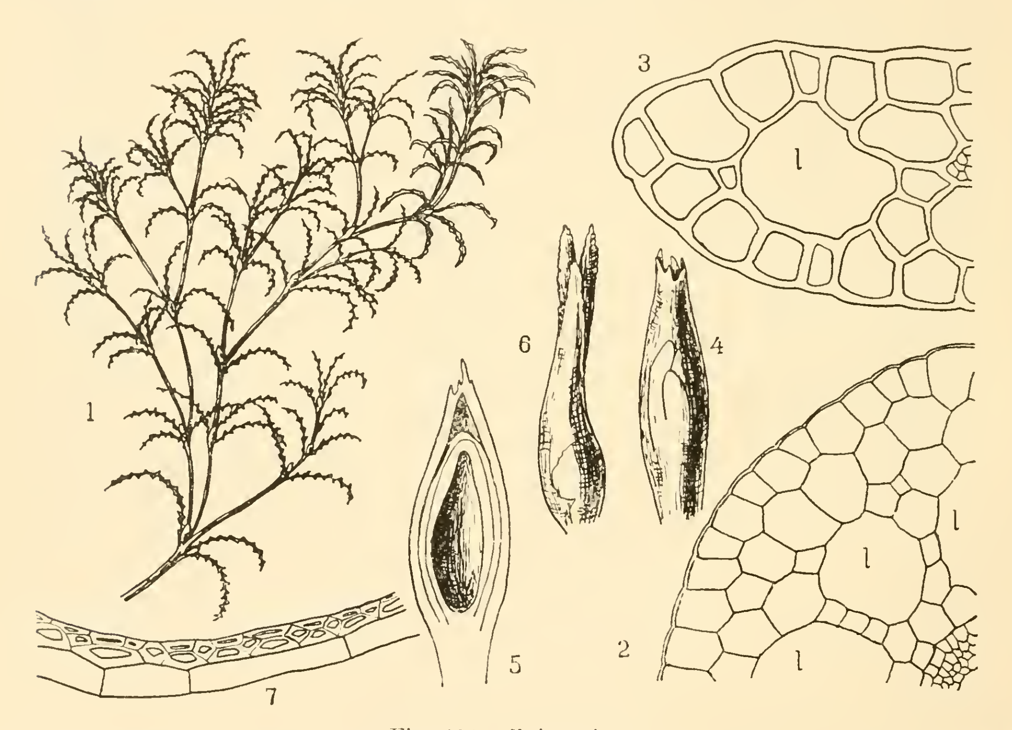


Fig. 302. *Najas minor.*

1. Habitusbild; 1:1. 2. Querschnitt des Stengels, l l Luftgänge; 100:1. 3. Querschnitt des Blattes, l Luftgang; 152:1 4. Männliche Blüte; 34:1. 5. Längsschnitt durch die männliche Blüte; 34:1. 6. Weibliche Blüte; 28:1. 7. Querschnitt durch die Samenschale; 198:1. (1 Orig., 2—7 nach Magnus.)

reich, Ober- und Mittelitalien, auf der Balkanhalbinsel, in Süd- und Mittelrussland beobachtet, ausserhalb Europas in Vorderasien bis Persien, in Indien, Japan und Nordafrika.

Die ganze Pflanze (Fig. 302, 1) besitzt eine sehr zarte Tracht, ist dunkelgrün gefärbt und sehr zerbrechlich. Der Stengel ist zumeist sehr fein und dünn, nur bei der var. *intermedia* (Ces.), die namentlich in Reisfeldern des Mittelmeergebietes vorkommt, erreicht er etwa 1 mm Dicke; die unteren Stengelglieder werden bis 5 cm lang. Anatomisch ist er durch die fast völlig gleiche Ausbildung der beiden Parenchymschichten ausserhalb der Luftgänge ausgezeichnet, so dass also eine durch kleinere Zellen abgesetzte Epidermis nicht bemerkbar

ist, (Fig. 302, 2). — Die Wurzeln sind anatomisch noch einfacher gebaut als die von *N. marina*, es sind bei ihnen nur wenige, meist nur 4—5 Siebröhren vorhanden, die von ihren Geleitzellen umlagert sind. Sauvageau bildet (15, S. 9, Fig. 6 und 7) solche ab, die letztere Abbildung zeigt eine Wurzel mit verdoppeltem Xylemgang.

Die Blätter sind meist 1—2 cm lang, nur bei der oben erwähnten kräftigeren var. *intermedia* (Ces.) erreichen sie bis 3 cm Länge, sie sind ausserordentlich schmal, meist nur $^1/_2$ mm breit, selten etwas breiter, von schmallinealischer bis fast fadenförmiger Gestalt, meist mehr oder weniger deutlich zurückgekrümmt, ausgeschweift begrannt-gezähnt. Ihre Scheiden sind begrannt gezähnt. Im anatomischen Bau (Fig. 302, 3) sind die Blätter, wie Magnus (a. a. O. S. 50) bemerkt, denen von *N. marina* ähnlich, nur dass ihnen, wie es für die Gruppe charakteristisch ist, die kleinzellige Epidermis fehlt, die Epidermis also den inneren Parenchymzellen ähnlich gestaltet ist. Die seitlich der Luftgänge angeordnete Blattfläche ist bei dieser Art schwach entwickelt, dagegen bestehen die Blattzähne aus einem vielzelligen Gewebe, welches an der Spitze die Stachelzelle trägt. Der Bau des Gefässbündels ist dem von *N. marina* ähnlich, nur umgreift die Leitzellenschicht vom Rücken die Kanalwandung nicht so weit die Seiten derselben wie dort (7, S. 51. T. VII, Fig. 5).

Die äussere Hülle der männlichen Blüte (Fig. 302, 4, 5) geht in einen an der Spitze gezähnten Schnabel aus. Die Anthere ist wie bei der vorigen Art einfächerig: das Aufspringen geschieht gleichfalls in der dort beschriebenen Weise. — Die weibliche Blüte besitzt 2, mitunter auch 3 Narbenschenkel, die auf dem etwas verlängerten Griffelhalse stehen (Fig. 302, 6).

Die Früchte sind schlank zylindrisch, zugespitzt, etwa 2 mm lang und $^1/_2$ mm dick, von schwarzgrauer Farbe. Die äusserste Zellschicht des reifen Samens besteht aus glashellen dünnwandigen Zellen. Diese Zellen sind von der Fläche gesehen niedrig, aber sehr breit, die Skulptur der Samenschale zeigt daher bei dieser Art horizontal verlängerte Maschen. Der Querdurchmesser der Zellen ist etwa 3—5 mal grösser als der Längsdurchmesser (Fig. 302, 7), nach der Raphe zu werden sie schmäler, so dass dort schliesslich ihre Durchmesser nach beiden Richtungen etwa gleich sind. Die Zellen sind stets in deutlichen Längsreihen angeordnet, die zweier benachbarten Längsreihen alternieren miteinander und springen stets winklig gegen die Grenze zwischen zwei anderen vor. Die Seitenwände sind mit zahlreichen hyalinen Verdickungsleisten versehen, die senkrecht zur oberen und unteren Kante der Seitenwand verlaufen. Die Zellen der beiden inneren Schichten der Samenschale sind dagegen sehr lang und schmal, ihre Wände sind stark verdickt und getüpfelt und schön gelbbraun gefärbt. Zwischen den Zellen der beiden inneren Schichten sind Interzellularräume vorhanden.

N. graminea Del. ist im Gebiete nur aus Reisfeldern im Mittelmeergebiete bekannt und zwar im österreichischen Küstenlande, auch in der Poebene Oberitaliens sehr verbreitet. Die Angabe aus Galizien ist irrtümlich. Ausserhalb Mitteleuropas ist die Art ausser in Oberitalien nur nach England verschleppt. Ausserhalb Europas kommt sie im ganzen südlicheren Asien und in Ostasien, sowie in Nordafrika, im tropischen Afrika und in Australien vor, die Angabe in Brasilien ist wenig wahrscheinlich.

Die Pflanze ist gleichfalls zart und dunkelgrün, aber nicht so zerbrechlich als die vorige. Der meist 2—5 dm lange Stengel ist bis etwa 1 mm dick und besitzt unterwärts bis 5 cm lange Stengelglieder.

Die Blätter tragen am Grunde Scheiden, die jederseits in eine linealische, bis 2 mm lange, am Rande begrannt-fein gezähnelte, feine Spitze, ein sogenanntes Öhrchen, ausgezogen sind. Die Blattspreite ist schmal-linealisch, fadenförmig,

biegsam, bis über 4 cm lang und meist gerade, meist nicht 1 mm breit, an den Rändern begrannt fein-gezähnelt. Anatomisch ist das Blatt durch eine gut entwickelte, zweischichtige Blattspreite ausgezeichnet, die Luftgänge sind schwach ausgebildet. Die Zellen der Blattunterseite sind kleiner und länger gestreckt als die der Oberseite (Fig. 303, 1). Ausserdem besitzen die Blätter unserer Form[1]) 6 Längsreihen eigentümlich gestalteter Bastzellen und zwar je eine mediane auf der Ober- und Unterseite, je eine an den Blatträndern und je eine unterseits seitlich der Mittelrippe verlaufende. Die langgestreckten Bastzellen laufen an der einen Seite in zwei (denen der Heugabeln ähnliche) Gabelzinken aus, zwischen denen das einfache Ende der nächstfolgenden Bastzelle liegt (Fig. 303, 2, 3). Die Bastzellen sind etwa 5—8 mal so lang als die umgebenden Parenchymzellen (7, S. 51). Die Zähne des Blattrandes bestehen aus einer von zwei über den Blattrand hinausragenden Zellen getragenen Stachelzelle.

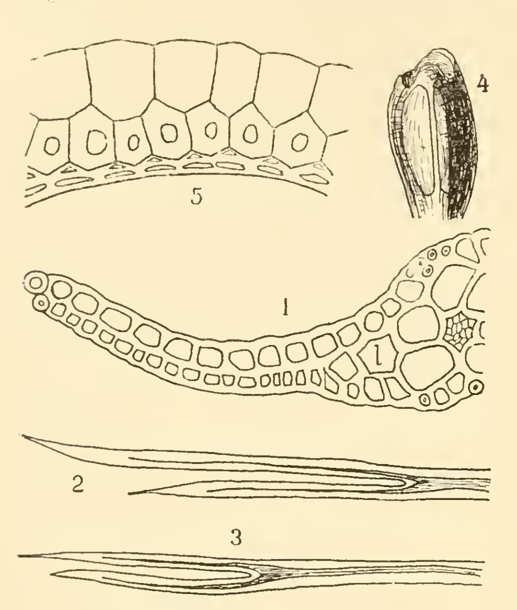


Fig. 303. *Najas graminea.*
1. Querschnitt des Blattes, l Luftgang; 130:1. 2, 3. Gabelige Enden der Bastfasern des Blattes; 152:1. 4. Männliche Blüte; 36:1. 5. Querschnitt durch die Samenschale; 198:1. (Nach Magnus).

Die Blüten sind von denen der vorigen Art einigermassen verschieden, bei den männlichen (Fig. 303, 4) ist die äussere Hülle nicht in einen Schnabel vorgezogen, nach Rendle (13), der deshalb eine eigene Sektion *Nudae* daraus macht, fehlt die äussere Hülle ganz. Die Hülle ist an der Spitze zweilappig. Die Anthere ist nicht wie bei den vorhergehenden Arten einfächerig, sondern wie die von *N. marina* vierfächerig. Die früheren Angaben, dass die Anthere zweifächerig sei, beruhen nach Magnus auf einem Irrtum. Der Narbenapparat besteht auch bei dieser Art aus zwei Narbenschenkeln.

Die Frucht ist länglich-eiförmig bis zylindrisch, bis wenig über 1 mm lang und schwarzgrau gefärbt. Die äussere Zellschicht der reifen Samen (Fig. 303, 5) besteht bei dieser Art aus Zellen, die etwa ebenso lang als breit sind, so dass also die Skulptur der Samen ein Netzwerk mit Maschen von gleichem Längs- und Querdurchmesser darstellt. Die Zellen der nächstinneren Schicht sind sehr stark verdickt und gelb, die der innersten sehr zusammengedrückt. Die hohen Zellwände der äusseren Schicht zeigen glashelle, spiralbandartige Verdickungsleisten.

8. Familie. **Juncaginaceae.**

(Bearbeitet von E. Loew.)

Wichtigste spezielle Literatur:[2])

1. Alboff, N. Contributions à la flore de la Terre de Feu. I. Observations sur la végétation du Canal de Beagle. Revista del museo de la Plata. VII. 1. 1895.

[1]) Die aus Nordafrika bekannte var. *Delilei* Magn. besitzt keine solche Bastfasern.

[2]) Vgl. die allgemeine ökologische Literatur S. 24 ff., im folgenden Text mit fetten Ziffern zitiert.

S. 277—308. II. Enumération des plantes du Canal de Beagle et de quelques autres endroits de la Terre de Feu. Ibid. Part. 2. 1896. S. 353—392. — Ref. Bot. Jb. 1897. II. S. 258—259. — (Triglochin palustris und maritima im Feuerlande.)
2. Almqvist, S. Strödda iakttagelser. Bot. Notiser. 1879. S. 109—112.
3. Andersson, Gunnar. Die Geschichte der Vegetation Schwedens. Englers Jahrb. f. Syst., Pflanzengesch. und Pflanzengeogr. XXII. 1897. S. 433—550.
4. — — Studier öfver Finlands torfmossar och fossila Kvartärflora. Bull. d. l. Commission géolog. de Finlande. Nr. 8. Helsingfors 1898. — Bot. Jb. 1898. II. S. 514—515.
5. Areschoug, F. W. C. Jemförande undersökningar öfver bladets anatomi. Lund 1878.
6. Bary, A. de. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.
7. Benecke, W. Die Nebenzellen der Spaltöffnungen. Bot. Zeit. 1892. S. 521; 537; 553; 569; 585; 601.
8. Blytt, M. N. Norges Flora 1ste Deel. Christiania 1861. — (Triglochin, Scheuchzeria: S. 276—277.)
9. Borzi, A. Formazione delle radici laterali nelle Monocotiledoni. Malpighia II· (1888.) S. 53—85; 394—402. — (Triglochin Barrelieri: S. 60.)
10. Buchenau, Fr. Über die Sprossverhältnisse in der Gattung Triglochin. Ber. Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzt. Hannover 1865. S. 178.
11. — — Eigentümlicher Bau der Blattspitze von Scheuchzeria palustris. Bot. Zeit. 1872. S. 139.
12. — — Beiträge zur Kenntnis der Butomaceen, Alismaceen und Juncaginaceen. Englers Jahrb. f. Syst., Pflanzengesch. u. Pflanzengeogr. II. (1882.) S. 465—510.
13. — — Ein Fall von Saison-Dimorphismus in der Gattung Triglochin. Abhandl. Naturw. Ver. Bremen. XIII. (1896.) S. 408—412.
14. Chauveaud, M. G. Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Monocotylédones. Ann. Sci. Nat. 8. Sér. T. IV. (1896.) S. 307—381.
15. Cordemoy, C. J. de. Organogénie des Triglochin. Adansonia III. (1862—63.) S. 12—14.
16. Drude, O. Der hercynische Florenbezirk. Leipzig 1902.
17. Fernald, M. L. Some Variations of Triglochin maritima. Rhodora. V. (1903.) S. 174—175.
18. Fischer-Benzon, R. v. Die Moore der Provinz Schleswig-Holstein. Abh. Naturw. Ver. Hamburg. Bd. XI. (1891.) — (Ref. Bot. Jb. 1891. II. S. 19—22.)
19. Focke, W. O. Kulturversuche mit Pflanzen der Inseln und der Küste. Abhandl. herausgeg. v. Naturwiss. Ver. Bremen. IV. 1875. S. 278—282. — (Ref. Bot. Jb. 1875. S. 583—584.)
20. Fritsch, K. Normaler Blüten-Kalender von Österreich. Denkschr. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. XXVII. 1867 u. XXIX. 1869.
21. Früh, J. und Schröter, C. Die Moore der Schweiz mit Berücksichtigung der gesamten Moorfrage. Bern 1904. — (Scheuchzeria: S. 93—98.)
22. Gibson, Harvey. The axillary Scales of aquatic Monocotyledons. Journ. Linn. Soc. Bot. XXXVII. (1905.) Nr. 259. S. 228—237.
23. Graebner, P. Die Heide Norddeutschlands und die sich anschliessenden Formationen in biologischer Betrachtung. Leipzig 1901.
24. Grenier et Godron. Flore de France. T. III. Paris 1855—1856. (Triglochin: S. 309—310; Scheuchzeria: S. 310—311.)
25. Guillaud, A. Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige dans les Monocotylédones. Ann. Sci. Nat. Bot. VI. Sér. T. V. (1878.) S. 5—176. — (Triglochin maritima: S. 77—85; Pl. 4, Fig. 3 u. 4.)

26. Haupt, F. Über den anatomischen Bau der Stämme und der unterirdischen Stolonen. Meddel. från Stockholms Högskolan. Stockholm 1885. — (Ref. Bot Jb. 1885. I. S. 800—801.)
27. Hill, T. G. The Structure and Development of Triglochin maritima. Ann. of Bot. XIV. (1900.) S. 83—107.
28. Höck, F. Die Verbreitung der Meerstrandpflanzen Norddeutschlands und ihre Zugehörigkeit zu verschiedenen Genossenschaften. Beih. Bot. Centralbl. Bd. X. (1901.) S. 367—389.
29. Horn, P. Beiträge zur Kenntnis des Blütenbaues von Scheuchzeria palustris. Arch. Ver. d. Freunde d. Naturg. Mecklenburg. 1875. S. 161—166.
30. — — Beiträge zur Kenntnis der Triglochin-Blüte. Arch. Ver. d. Freunde d. Naturg. Mecklenburg. 1876. S. 120—136. — Mit 1 Taf.
31. Hulth, J. M. Über einige Kalktuffe aus Westergötland. Repr. from Bull. of the Geol. Inst. of Upsala. Nr. 7. Vol. IV. Part 1. 1898. Upsala 1899. — (Ref. Bot. Jb. 1899. I. S. 327.)
32. Irmisch, Th. Morphologische Mitteilungen über die Verzweigung einiger Monokotylen. Bot. Zeit. 1855. S. 41—48; 57—63. — (Triglochin palustris: S. 62.)
33. — — Über das Vorkommen von schuppen- oder haarförmigen Gebilden innerhalb der Blattscheiden bei monokotylischen Gewächsen. Bot. Zeit. 1858. S. 177—179.
34. Juel, O. Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Wurzeln. Meddel. från Stockholms Högskolan. Bih. till Kgl. Sv. Vet. Ak. Handlingar. Bd. IX. (1884). Nr. 9. S. 1—18. (— Ref. Bot. Jb. 1884 I S. 261. — Wurzelhaare von Triglochin maritima.)
35. Kell, R. Die Flora des Kyffhäusergebirges. Sitz. Abh. Naturw. Gesellsch. Isis. Dresden 1882. S. 16. — (Ref. Bot. Jb. 1882 II. S. 257.)
36. Keller, Louis. Beiträge zur Flora von Kärnten, Salzburg und Tirol. Verh. K. K. Zool. Bot. Gesellsch. Wien. LV (1905). S. 304.
37. Kurtz, F. Bericht über zwei Reisen zum Gebiet des oberen Rio Salado (Cordillera de Mendoza), ausgeführt in den Jahren 1891—1892 und 1892 bis 1893. Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg XXXV. S. 95—120.
38. Lewin, Maria. Bidrag till hjertbladets anatomi hos monokotyledonerna. Svensk. Vet. Akad. Bihang. Bd. XII. Afd. III. N. 3. Stockholm 1887. — (Ref. Bot. Jb. 1887 II. S. 622).
39. Macoun, J. Catalogue of Canadian Plants. Part IV. Endogens. Montreal 1888. — (Triglochin: S. 79–81; Scheuchzeria: S. 81).
40. Mac Millan, Conway. The Metaspermae of the Minnesota Valley. A List of the higher seed-producing Plants indigenous to the Drainage-Basin of the Minnesota-River. Geolog. and Nat. Histor. Survey of Minnesota. Minneapolis 1892.
41. Magnin, A. Végétation des lacs du Jura, Ann. Soc. Bot. Lyon. T. XXVIII (1903) S. 1—48; 65—236.
42. Neuweiler, E. Die prähistorischen Pflanzenreste Mitteleuropas mit besonderer Berücksichtigung der schweizerischen Funde. Viertelj. Naturf. Gesellsch. Zürich. 50 Jahrg. 1905.
43. Pax, F. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen. Leipzig 1898.
44. Pospichal, E. Flora des österreichischen Küstenlandes. Erster Band. Leipzig u. Wien 1897. — (Triglochin: S. 305–306).
45. Reiche, K. Salzflora im Binnenlande. Humboldt. VI. 1887. S. 375—379.
46. Richard, L. C. Analyse botanique des embryons endorhizes ou monocotylédonés. Ann. du Museum XVII. 1811. S. 223—251; 442—487. Tabl. 5—9. (Nr. 1—5.)
47. Rothert, W. Vergleichende anatomische Untersuchungen über Differenzen im primären Bau der Stengel und Rhizome krautiger Phanerogamen. Dorpat u. Berlin. 1885.

48. Schilling, A. U. Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen. Flora 1894. S. 280—360.
49. Schröter, C. Die torfbildenden Pflanzenformationen der Schweiz. In: Festschrift zur Feier des siebzigsten Geburtstages des Herrn Prof. P. Ascherson. Berlin 1904. S. 383—390.
50. Schulz, Aug. Über die Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen Phanerogamen-Flora und Pflanzendecke der skandinavischen Halbinsel und der benachbarten, schwedischen und norwegischen Inseln. Stuttgart 1900.
51. — — Die halophilen Phanerogamen Mitteldeutschlands. Zeitschr. f. Naturwissenschaften. Bd. 75 (1903) S. 257—293. — Mit Tafel.
52. — — Die Verbreitung der halophilen Phanerogamen in Mitteleuropa nördlich der Alpen. Forsch. z. deutsch. Landesk. u. Volksk., herausgeg. v. A. Kirchhoff. XIII. Heft 4. Stuttgart 1904.
53. Schumann, K. Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss. Leipzig 1890. — (Triglochin: S. 141—143; 160—161. Taf. V. Fig. 3, 4, 5.)
54. Schwendener, S. Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen. Leipzig 1874.
55. Sernander, R. u. Kjellmark, K. Eine Torfmooruntersuchung aus dem nörd. Nerike. Bull. of the Geolog. Instit. of the Univers. of Upsala. II (1895) S. 317—344. Upsala 1896. — (Ref. Bot. Jb. 1896 II. S. 262).
56. Spegazzini, C. Plantae per Fuegiam anno 1882 collectae. Anal. d. Mus. Nacional de Buenos Ayres. Seg. Ser. Tom. V. Buenos Ayres 1896—1897. S. 39—103. — Ref. Bot. Jb. 1897 II. S. 259—260. — (Triglochin palustris und maritima im Feuerlande).
57. Van Tieghem, Ph. et Douliot, H. Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. Sci. Nat. 7. Sér. Bot. T. VIII. Paris. 1888. S. 1—660. — (Triglochin, Scheuchzeria S. 305—306).
58. Warming, Eugen. Halofyt Studier. D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr. 6. Raekke, naturv. og mathem. Afd. VIII. 4. (1897) S. 175—272. — (Triglochin maritima: S. 214—215).
59. Weinrowsky, P. Untersuchungen über die Scheitelöffnungen bei Wasserpflanzen. Fünfstücks Beitr. z. wissenschaftl. Botanik. III (1899) S. 205—247. — Ref. Bot. Jb. 1898 II. S. 574; 1899 II. S. 248.

1. Gattung. **Scheuchzeria L., Blumenbinse.**

1. Scheuchzeria palustris L.

Die monotypische *Scheuchzeria palustris L.* ist eine ausdauernde Sumpfpflanze, die vorzugsweise nasse Heide- und Moosmoore bewohnt. Sie siedelt sich hier mit Vorliebe über tiefem Wasser in der schwimmenden und erst allmählich sich befestigenden Decke von *Hypnum*- oder *Sphagnum*-Rasen an, die sie mit ihren dünnen, bis 1/2 m langen Wanderrhizomen durchzieht, und trägt dadurch neben *Carex limosa* und einigen anderen rhizombildenden Torfmoorpflanzen ganz besonders zur Bildung eines festen Verlandungsnetzes in schwankenden Moordecken (in sog. „Schwingrasen" oder „Schaukelmooren") bei. Es wurde dies sowohl in den nordwestdeutschen Heiden durch P. Graebner (23, S. 93) als auch in den Hochmooren der Schweiz durch C. Schröter (49, S. 389) übereinstimmend beobachtet. An ersterer Stelle wird *Scheuchzeria* ausser von *Carex*- und *Eriophorum*-Arten vorzugsweise von Heidesträuchern wie *Erica tetralix*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium oxycoccus* begleitet, während sie in den hochgelegenen Mooren der Schweiz, wie z. B. des Plateaus von Einsiedeln oder des Berner Jura, nach Christ (19, S. 179) meist in der Gesellschaft von arktischen

Pflanzen wie *Betula nana*, *Saxifraga hirculus* u. a. auftritt; doch fehlen auch an diesen Hochmoorstandorten *Carex limosa* und *Eriophorum*-Arten in der Regel nicht. In einigen bei 934—1060 m Meereshöhe liegenden Seen des Böhmerwaldes — wie dem Arber- und Rochelsee — sah O. Drude (16, S. 579) grössere losgerissene Stücke einer schwimmenden Decke von *Sphagnum*-Moosen umhertreiben, die mit Rhizomen von lebenskräftigen, blühenden und zuletzt fruchtenden Exemplaren von *Scheuchzeria*, sowie von *Carex limosa* und *C. pauciflora* durchwachsen waren. Auch in einem Moore des Kranichsees im westlichen Erzgebirge fand der genannte Forscher (a. a. O.) ähnliche Moosschwimmdecken, die mit *Scheuchzeria*- und mit *Drosera*-Arten besetzt waren. Die Verbreitung und die Aussäung dieser Pflanzen wird durch das geschilderte Verhalten offenbar in hohem Grade erleichtert.

Das Wohngebiet von *Scheuchzeria* zerfällt in einen europäisch-asiatischen und in einen nordamerikanischen Abschnitt. Ersterer umfasst das nördliche und mittlere Eurasien — nordwärts bis Schottland, Ofoten in Norwegen, Lappland und Westsibirien, südwärts etwa bis zu einer Linie, die von den Pyrenäen über die Dauphiné, die südliche Schweiz, Südtirol, Kärnten, Krain, Steiermark, Siebenbürgen, Bukowina über Wolhynien nach Kiew, Tambow bis Orenburg verläuft (nach Ascherson und Graebner, Synops. I. S. 375). Auffallend erscheint die Abwesenheit der Pflanze in Grönland, Island, Irland, sowie einem grossen Teil des nördlichen und mittleren Frankreich[1]), desgleichen auf den Nordseeinseln und im westlichen Dänemark, sowie im ungarischen Tieflande. In Asien ist sie nach Ascherson auf Westsibirien[2]) beschränkt. Verhältnismässig dichter verbreitet tritt sie in Mecklenburg, Lauenburg, Rügen, Pommern, Brandenburg, der Provinz Preussen, in Livland und Kurland auf, geht aber überall mit der Trockenlegung der Torfmoore in der Häufigkeit zurück[3]). Das nordamerikanische Areal erstreckt sich nach Macoun (39, S. 81) im nördlichen Kanada bis zum Parry Sound, Georgian Bay und Hudson Bay, südwärts nach Mac Millan (40, S. 42) bis New Jersey und westlich bis Minnesota, Dakota, Montana, Kolorado und zum kalifornischen Gebirge. Auch in Nordamerika bewohnt *Scheuchzeria* wohl ausschliesslich Torfmoore. Abgesehen von ihrem Auftreten im zentraleuropäischen Tieflande bevorzugt sie Gebirgslagen zwischen 900—1100 m. Dem hocharktischen Gebiet, in dem auch *Sphagnum*-Moose nach Kihlmann (96, S. 116 bis 131) mehr oder weniger fehlen, bleibt *Scheuchzeria* ebenso fern wie den hochalpinen Höhen und der Schneeregion.

Als Torfbildner hinterlässt sie Reste ihrer Blätter und Samen, die daher in rezenten und glazialen Moorablagerungen nicht gerade selten nachgewiesen wurden. Funde dieser Art wurden angegeben z. B. von Gunnar Andersson (4) aus Torfmooren Finnlands, von J. M. Hulth (31) aus Kalktuffen Westergötlands, desgleichen aus einem Torfmoorbecken der Litorina-Zeit im nördlichen Nerike von R. Sernander und K. Kjellmark (55), ferner für ein grosses Torfmoor in der Nähe Kopenhagens von E. Ch. Hansen[4]), für Ostfriesland von Fischer-Benzon (18), endlich auch von Staub (nach Pax, 43 S. 240) für einen Fundort glazialer Reliktenpflanzen am Fuss der Fogarascher Alpen.

Am gründlichsten wurde die ehemalige und jetzige Verbreitung von *Scheuchzeria* innerhalb der Schweiz durch C. Schröter (21, S. 93—98) untersucht und

[1]) Vgl. Grenier et Godron (24, S. 311).

[2]) *Scheuchzeria* wurde in der oberen Gebirgsregion des Abakan im sibirischen Bezirk Minussinsk von D. Clemenz (nach Bot. Jahrb. 1892, II, S. 108) nachgewiesen.

[3]) Vgl. J. B. Scholz. Die Pflanzengenossenschaften Westpreussens. Danzig 1905. S. 113.

[4]) Nach Bot. Jahrb. 1874. S. 645.

auch kartographisch dargestellt. Von 75 aus der Schweiz bekannten Fundstellen beziehen sich 26 auf subfossile Reste; von den übrigen 49 Lokalitäten, an denen *Scheuchzeria* gegenwärtig noch lebt, konnte sie an 12 Stellen auch im Torf nachgewiesen werden. Überhaupt zeigte sich, dass die Pflanze früher in den gleichen Gebieten heimisch war, wie jetzt, daselbst aber im Laufe der Zeit mehr und mehr zurückgegangen ist. Die Fundorte liegen mit Ausnahme einiger wenigen teils im Alpenvorland, teils im Jura — also in den beiden Hauptzonen der Schweizer Hochmoore (42). Hiernach ist *Scheuchzeria* für die Schweiz als glaziale Reliktenpflanze zu betrachten¹). Auch im übrigen Europa liegen sowohl die subfossilen Fundorte als die Standorte der lebenden Pflanze grösstenteils innerhalb der Grenzen, die einerseits das nordische Inlandeis (nach A. G. Nathorst), andererseits der Vergletscherungsgürtel der zentraleuropäischen Hochgebirge — beide zur Zeit ihrer grössten Ausdehnung — einst inne gehabt haben²). Da *Scheuchzeria* ohne nasse Moosdecke nicht zu leben vermag, erscheint ihr mit der allmählichen Austrocknung der Moore zusammenhängendes Seltenerwerden und Verschwinden durchaus verständlich. An günstigen Lokalitäten pflegt sie infolge ihrer Wachstumsart gesellig aufzutreten, so dass Schröter (49, S. 390) für gewisse Hochmoorpflanzenbestände der Schweiz eine *Scheuchzerietum*-Formation abgrenzt.

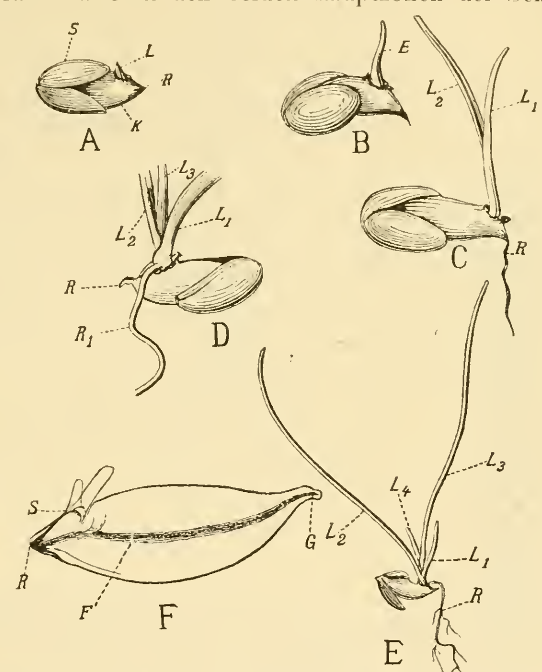


Fig. 304. *Scheuchzeria palustris.* Keimung des Samens.
A Samen mit zersprengter Samenschale (S), hervortretendem Keimblatt (K), Spitze des ersten Laubblatts (L) und Wurzelanlage (R), 2:1. B wie A, das erste Laubblatt stärker gewachsen; 2:1. C wie A, mit 2 hervortrendenden, jüngeren Blättern L_1 und L_2, die Hauptwurzel R hat sich gestreckt; 2:1. D Älteres Stadium einer Keimpflanze mit 3 Erstlingsblättern l_1—l_3, die Hauptwurzel R ist im Wachstum stehen geblieben, als Ersatz hat sich die Nebenwurzel R_1 am Blattgrunde entwickelt; 2:1. E wie D, mit 4 Erstlingsblättern L_1—L_4; 1:1. F Längsschnitt durch das Keimblatt, G Grube (Wasserporus) an der Keimblattspitze, F Gefässstrang, S Keimblattspalte mit 2 hervortretenden Blattanlagen, R Wurzelanlage; 5:1. (Nach Warming.)

¹) Schröter (42, S. 587) ist dagegen der Ansicht, dass *Scheuchzeria* als Bestandteil der Hochmoorflora ein Element der Waldperiode sei.

²) In Skandinavien ist *Scheuchzeria* nach A. Schulz (50, S. 251) in einer Kälteperiode eingewandert, deren genaueres Datum unsicher erscheint. Axell Blytt verlegt ihre Einwanderung in eine subarktische Periode. Die von G. Andersson (3, S. 530) aufgeführten Reste fanden sich in Ablagerungen, die der Dryaszone sowie der Kiefern- und Eichenzone angehören. — In Deutschland liegen die Standorte vorzugsweise im Gebiet ehemaliger Moränenlandschaften. (Vgl. Drude in Petermanns Geogr. Mitteilung. 1889, S. 282—290.) In Schottland reicht die Verbreitung nordwärts bis Mid Perth (nach Watson, Topogr. Botany, London 1883, S. 412). Eine sekundäre Ausstrahlung der Pflanze während und nach der Eiszeit scheint von den norddeutschen Mooren ausgegangen zu sein.

Früh und Schröter (42) fanden einen schon makroskopisch erkennbaren „*Scheuchzerietum*-Torf“ sehr häufig als Rest eines „Übergangsmoores“ zwischen dem Flachmoor- und Hochmoor-Torf. *Scheuchzeria* mit *Rhynchospora, Drosera intermedia* und *Lycopodium inundatum* bezeichnet dieses Übergangsmoor, das sich zu bilden beginnt, wenn durch eine genügend mächtige vorausgegangene Flachmoortorfschicht der Kalkgehalt des Wassers zurückgehalten wird. — Ein ausgedehntes „*Scheuchzerieto-Sphagnetum*“ beschreibt C. A. Weber[1]) aus dem grossen Moorbruch bei Nemonien am Kurischen Haff: „ein mit wenigen kleinen, jetzt meist überwachsenen Teichen durchsetztes ungeheures *Scheuchzerieto-Sphagnetum*, das die „Burbolinen“ heisst, in einer wilden Einsamkeit, wo das Auge tatsächlich nichts als Himmel, Moosmoor und den fernen Wald erblickt.“

Fig. 305. *Scheuchzeria palustris.* Erstarkungsstadium.

A. Ältere Keimpflanze mit Anlage eines Ausläufers A am Grunde des untersten Laubblatts, durch einen Spalt der letzteren bricht der Ausläufer hervor. B. Eine 5 Monate alte Pflanze (im September) mit 2 Ausläufern A und B, letzterer ist stark verlängert und biegt sich mit der Spitze aufwärts. Bei S ist der Spalt am Laubblattgrunde sichtbar, den der Ausläufer durchbrochen hat. K ist die ursprüngliche Wurzelspitze des Keimlings. 1:1. (Nach Warming.)

Keimung. Die bräunlichgelben, endospermlosen Samen von *Scheuchzeria*, die in Form und Grösse an die der weissen Seerose erinnern, keimen im Frühjahr zwischen nassem *Sphagnum*, wobei regelmässig die Samenschale mit 2 muschelförmigen Klappen aufspringt. Warming (**200**, S. 100) beobachtete die Keimung (Fig. 304) an Samen, die im Mai ausgesät worden waren. Nach seiner Schilderung tritt zunächst zwischen den beiden Klappen der Schale ein grüner, ellipsoidischer, an beiden Enden zugespitzter Körper hervor, der seiner Hauptmasse nach aus dem Keimblatt besteht. Das zwischen den Klappen freigelegte Ende des Keimlings wird von der Hauptwurzel (R in Fig. 304) gebildet, die nur bisweilen zur Entwicklung gelangt und auch dann nicht sonderlich kräftig wird. In anderen Fällen bleibt sie kurz und wird durch Nebenwurzeln ersetzt, die aus den Blatt-

[1]) Über die Vegetation und die Entstehung des Hochmoors von Augstumal im Memeldelta. Berlin 1902.

knoten hervortreten. Das Keimblatt wird vom Wurzelende bis zur Spitze von einem zentralen Gefässstrange durchzogen, der ausser einem Spiralgefäss auch einige gestreckte, saftführende Zellen enthält; an der Keimblattspitze endet der Gefässstrang (f) unter einer eigentümlichen Grube, die in gleicher Form auch an der Spitze der späteren Laubblätter auftritt. Aus der dem Wurzelende des Keimlings nahe gelegenen Keimblattspalte treten frühzeitig die Anlagen mehrerer (bis 7) Laubblätter — in Fig. 304 bei A und B von je einem, bei C von zwei, bei D von drei und bei E von vier Blättern — hervor, die abwechselnd nach zwei Seiten quer zur Mediane des Keimblattes gestellt sind und sich kräftig weiter entwickeln. Aus ihrer Basis brechen in der Regel je 2 Nebenwurzeln hervor, die eine beträchtliche Länge erreichen und zahlreiche feine Seitenwurzeln erzeugen

Der Keimungsvorgang von *Scheuchzeria* schliesst sich am nächsten an den von *Triglochin* an, da auch bei dieser Gattung das Keimblatt infolge des fehlenden Endosperms frühzeitig ergrünt und die Assimilationstätigkeit übernimmt. Während aber bei *Triglochin* der Keimling sich schnell durch einen Kranz von Wurzelhaaren im Boden verankert, befestigt sich die junge Keimpflanze von *Scheuchzeria* vorzugsweise durch Nebenwurzeln, die aus der Basis der ersten Laubblätter hervorbrechen.

Die Erstarkung der Keimpflanze wird nach Warming (**200**, S. 100—102) schon im Keimungsjahre dadurch eingeleitet, dass mehrere in den Achseln der untersten Laubblätter angelegte Knospen zu Ausläufern auswachsen (Fig. 305 A bei a). Sie durchbrechen dabei die Basis ihres Mutterblatts, entwickeln an ihren bis 1,5 cm langen Stengelgliedern scheidenförmige Niederblätter und treiben aus jedem Blattgrunde eine lange Nebenwurzel in den Nährboden. Zuletzt krümmen sich die Spitzen der zuerst horizontal gerichteten Ausläufer aufwärts (Fig. 305 B bei b) und treten über die Erde. Es entstehen auf diese Weise bereits gegen Ende der ersten Vegetationsperiode kräftige Pflanzen, die mit ihren Ausläufern eine ganz ansehnliche Fläche umspannen; so beobachtete z. B. Warming eine 5 Monate alte Keimpflanze mit drei Ausläufern, von denen zwei bereits eine Länge von 8—12 cm erreicht und 6—7 Stengelglieder entwickelt hatten. Diese schnelle Ausbreitungsfähigkeit ist offenbar bei Ansiedlung der Pflanze auf einer lockeren Moosdecke von besonderem Vorteil.

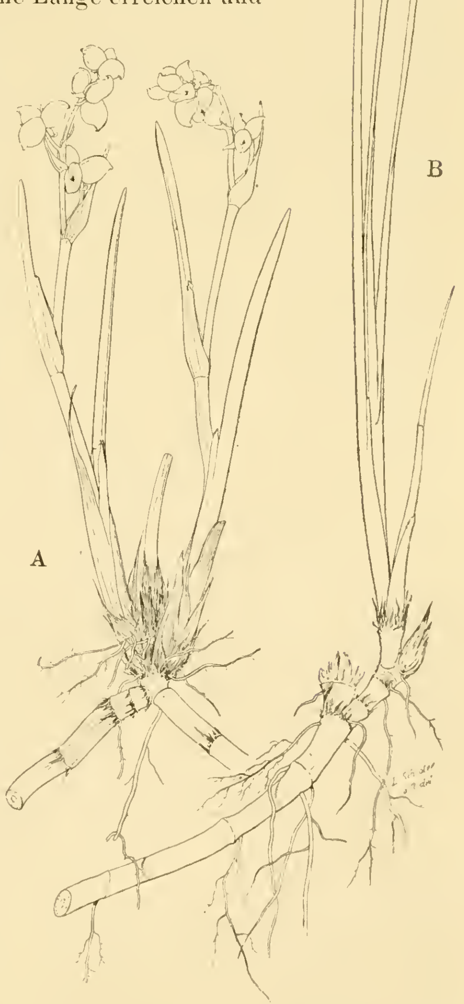


Fig. 306. *Scheuchzeria palustris.* Habitusbild.
A. Fruchttragende Pflanze, B. Grundachse mit Laubspross; etwas verkleinert. (Orig. L. Schröter.)

Die Wuchsverhältnisse der erstarkten Pflanze (Fig. 306) wurden besonders von Buchenau (12. S. 503) und von Raunkiaer (154, S. 23--25) näher untersucht. An älteren Stöcken erreichen die durch das schwammige Moospolster kriechenden Ausläufer eine Länge von 15—30, bisweilen sogar bis 50 cm, mit 1—5 cm langen und 3—4 mm dicken Stengelgliedern. Durch die Länge der Ausläufer gewinnt die Pflanze ein möglichst grosses Areal zu ihrer Befestigung. Jeder Seitentrieb beginnt mit einem adossierten Schuppenblatt, das beim Auswachsen der Knospe in zwei Teile zerspalten wird, so dass dadurch der Anschein von zwei seitlichen Vorblättern hervorgerufen werden kann. Die Ausläufersprosse tragen zweizeilig gestellte, weisse oder blassgelbliche, trockenhäutige Niederblattschuppen, die schnell zu strohähnlichen, glänzenden Häuten oder Fasern verwesen; an den einzelnen Blattknoten treten in der Regel 1—2 Nebenwurzeln hervor. An der Spitze biegen sich die Ausläufer aufwärts, werden kurzgliedrig und treten aus der Unterlage hervor, wobei die Niederblätter in ebenfalls zweizeilig gestellte Laubblätter übergehen. In den Achseln der Niederblattschuppen stehen in der Regel keine Knospen; solche werden aber in den Blattachseln des aufsteigenden, kurzgliedrigen Sprossteils angelegt und bilden neue Ausläufer, während eine von den oberen Knospen meist zu einem sogleich aufrechten Laubtrieb ohne vorausgehende Niederblattbildung auswächst. Diese sich steil in die Höhe richtenden Laubtriebe werden ebenso wie ihre Mutterachse später von abgestorbenen Blattresten umhüllt.

Nach C. A. Weber (a. a. O., S. 48) vermag die im *Sphagnum* wachsende *Scheuchzeria* dadurch mit dem Emporwachsen des Torfmooses Schritt zu halten, dass die vertikal aufwärts wachsenden Enden und die Horizontalsprosse der Seitentriebe den Erneuerungsspross möglichst weit nach oben anlegen, sodass er in einer 2—5 cm, zuweilen sogar 10 cm höher liegenden Bodenschicht kriecht, als der Muttersspross.

Sowohl die aufrechten Laubtriebe als die aufsteigenden Ausläuferspitzen bedürfen einer oder mehrerer Erstarkungsperioden, ehe sie blühbar zu werden vermögen. Meist werden je 6 Laubblätter in den aufeinanderfolgenden Jahrestrieben gebildet, wobei die beiden letzten Blätter des diesjährigen, sowie die ersten Blätter des nächstjährigen Triebes die kleinsten und das dritte, vierte und fünfte Blatt jedesmal am längsten zu sein pflegen (Buchenau). Auch die Ausläuferspitzen bilden alljährlich meist 5—6 Niederblätter aus, die im abgestorbenen Zustand den Winter über die junge, für das nächste Jahr bestimmte Knospe schützen. Als Nahrungsspeicher dienen teils die Sprossglieder der Ausläufer, teils die der aufrechten Laubsprosse, da die Laubblätter selbst jedesmal im Herbst absterben. Im Erstarkungsstadium kommen die angelegten Knospen meist nicht zur Entwicklung, sondern verharren als Schlafaugen. An der Stelle, wo der Ausläufer sich aufrichtet, entspringt aus der Achsel eines Niederblatts eine neue Ausläuferknospe, die oft noch in demselben Jahre zur Entwicklung gelangt und in derselben Richtung weiterwächst wie der Muttersspross.

Die aufrechten, zweizeilig gestellten Laubblätter besitzen am Grunde eine lange, offene Scheide. Die Scheiden desselben Triebes decken sich gleichwendig, so dass also entweder der rechte Rand durchweg den linken deckt oder umgekehrt (Buchenau). Die bis 20 oder 30 cm lange, etwa 2 mm breite Spreite ist stets um ihre Achse gedreht, so dass sie von unten nach oben im ganzen eine bis anderthalb Windungen macht. Die ökologische Bedeutung dieses Schraubenblattes ist offenbar die gleiche wie bei *Typha* (s. S. 356). Auch an den zweizeiligen Blattbüscheln der Laubtriebe stehen die übereinander fallenden Blätter nicht genau in derselben Ebene, sondern sind etwas windschief gedreht (Buchenau). An der Grenze von Scheide und Spreite findet sich eine deutlich entwickelte Ligula (Buchenau). Am Grunde der Scheide stehen zahlreiche haarförmige Achselschüppchen (Irmisch, 33), deren Funktion ebenso wie diejenige der von

Buchenau an der Spitze der Blattspreiten beschriebenen Gruben erst im anatomischen Abschnitt zur Sprache kommen wird.

Sobald die vegetativen Sprosse hinreichend erstarkt sind, wird ihr Wachstum durch eine endständige Infloreszenz abgeschlossen. Es werden dann keine grundständigen Laubblätter mehr gebildet, sondern die Endknospe des erstarkten Sprosses wächst im Frühjahr unmittelbar zu einem 15—20 cm hohen Stengel aus, der unten 2—3 Laubblätter anlegt und oberwärts in eine wenigblütige Traube mit Gipfelblüte ausläuft (Buchenau). Das unterste Tragblatt besitzt noch eine längere Blattspreite, die höher folgenden sind echte Hochblätter.

Die Zahl der zur Erlangung der Blühreife notwendigen Erstarkungsjahre wurde bisher nicht genauer ermittelt oder ist vielleicht überhaupt unbestimmt; von Raunkiaer (**154**, S. 24) wird ein Wechsel zwischen einer bis mehreren Perioden angegeben. Ebenso herrschen über die Sprossfolge Zweifel, da zum Beispiel Buchenau (12) es für möglich hält, dass schon die Primärachse einer Keimpflanze nach einigen Erstarkungsperioden durch eine Endblüte abgeschlossen werden kann, weshalb er *Scheuchzeria* als einachsige Pflanze bezeichnet. Direkt beobachtet scheint dieser Fall aber nicht zu sein; vielmehr sind es wohl vorwiegend die aus den Blattachseln des Primärstengels hervorgegangenen Seitensprosse, die nach der Erstarkung zum Blühen gelangen, mögen dies aufrechte Laubtriebe oder gestauchte Ausläuferspitzen sein. Diese Möglichkeit, auf zwei verschiedenen Wegen — nämlich vom luft- oder vom wasserbewohnenden Spross aus — zur Blühreife zu gelangen, findet sich in ähnlicher Weise auch bei *Typha* und anderen Sumpfpflanzen ausgebildet.

Innerer Bau der vegetativen Organe; Schutzeinrichtungen. Die im Zusammenhang mit den Bedingungen des umgebenden Mediums stehenden Unterschiede im anatomischen Bau des aufrechten, assimilierenden Laubstengels und der im Moorschlamm horizontal kriechenden, vorzugsweise als Speicherorgan dienenden Ausläufersprosse von *Scheuchzeria* sind zuerst von W. Rothert (47, S. 92—93) einer vergleichenden Betrachtung unterzogen worden. Er wies hier besonders auf den deutlichen Unterschied hin, der im Stengel und im Rhizom zwischen der Mächtigkeit des Zentralzylinders und der der Rinde hervortritt. Im Stengel beträgt nämlich das betreffende Verhältnis (Durchmesser des Zentralzylinders : Dicke der Rinde) 2.2, im Rhizom dagegen 0.9 und in der Wurzel sogar nur 0.7.

Zur Beurteilung und Vergleichung dieser Zahlwerte mit ähnlichen bei anderen sumpfbewohnenden Rhizompflanzen wurde in folgender Tabelle eine Reihe der von Rothert (a. a. O.) ermittelten Verhältniszahlen zusammengestellt: der unter Kolumne 3 beigefügte Quotient Q wird durch Division der unter 1 und 2 angegebenen Werte erhalten und gibt einen Massstab für die relative Vermehrung oder Verminderung, der das Gewebe des Zentralzylinders gegenüber dem der Rinde einerseits im Stengel, andererseits im Rhizom bei den genannten Pflanzen unterworfen ist.

Tabelle über das Verhältnis des Durchmessers des Zentralzylinders zur Dicke der Rinde.

	1. Im Stengel:	2. Im Rhizom:	3. Aus 1 und 2 berechneter Quotient Q:
Triglochin palustris . . .	10,0 (11)[1]	0.5 (0.4)	20,0 (27)
Typha latifolia	22,3 (26)	1.8 (2)	12.4 (13)
Sparganium ramosum . .	(13)	(1.8)	(7.2)
S. simplex	6	1.2	5,0
Scheuchzeria palustris . .	2,2	0,9	2,4

[1]) Die in Klammern beigefügten Zahlen sind von mir behufs einer Kontrolle der Rothert'schen Werte ermittelt worden.

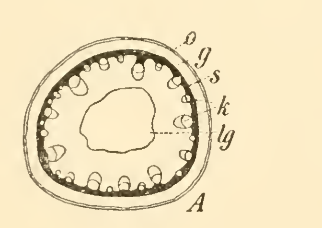
Nach Ausweis obiger Tabelle herrscht zwischen dem anatomischen Bau von *Scheuchzeria palustris* und dem von *Triglochin palustris* der denkbar grösste Gegensatz, obgleich beide Pflanzen Sumpfbewohner sind und ausserdem derselben natürlichen Familie angehören. Es besitzt nämlich *Scheuchzeria* nach Rothert unter allen von ihm untersuchten 22 Arten monokotyler Rhizompflanzen (neben *Glyceria aquatica*) den kleinsten Quotienten Q, dagegen *Triglochin palustris* (neben *Calamagrostis epigeios*) den absolut grössten.

Es wird der von Rothert angestellte Vergleich noch übersichtlicher, wenn man an Stelle der linearen Durchmesser- und Dickenverhältnisse die Areale vergleicht, die die Gewebe des Zentralzylinders bezw. der Rinde auf der als Einheit angenommenen Stammquerschnittsfläche einnehmen. Für die obigen beiden extremsten Fälle ergeben sich dann folgende Verhältniszahlen.

Flächenverhältniszahlen von Zentralzylinder und Rinde (bezogen auf die Stammquerschnittsfläche = 1):

	1. Im Stengel		2. Im Rhizom	
	a Zentralzylinder	b Rinde	a Zentralzylinder	b Rinde
Triglochin palustris	$\frac{7}{10}$	$\frac{3}{10}$	$\frac{1}{25}$	$\frac{24}{25}$
Scheuchzeria palustris	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{10}$	$\frac{9}{10}$

Scheuchzeria besitzt somit sowohl im assimilierenden Luftstengel als im untergetauchten Ausläuferspross eine auffallend stark entwickelte Rinde, während bei *Triglochin palustris* der Anteil der Rinde am Aufbau des Gesamtgerüstes nur



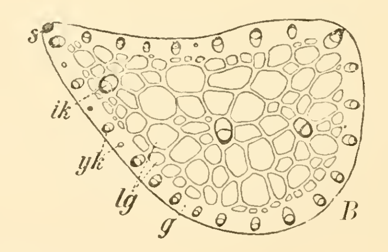


Fig. 307. *Scheuchzeria palustris.*

A. Stengelquerschnitt, 15:1; o Epidermis; g Rinde; s Sklerenchymring; k Gefässbündel; lg Luftgang. B. Blattquerschnitt, 22:1; g Assimilationsgewebe; lg Luftgänge; yk äussere Gefässbündel; ik innere Gefässbündel; s Sklerenchym. (Nach Raunkiaer.)

im Rhizom gross ist; dagegen zeigt der Zentralzylinder im Luftstengel von *Scheuchzeria* eine geringere Entwicklung als in dem von *Triglochin*. Es sind überhaupt bei *Scheuchzeria* Rhizom und Stengel ähnlich wie bei zahlreichen Wasserpflanzen stärker auf Zugspannung konstruiert und dementsprechend die mechanischen Stränge mehr nach dem Zentrum verlegt, während bei *Triglochin palustris* der Stengel sehr biegungsfest und im Gegensatz dazu das Rhizom noch stärker zugfest gebaut erscheint, als es bei *Scheuchzeria* der Fall ist. Letztere Pflanze besitzt in Stengel und Rhizom den Bau einer Wasserpflanze, *Triglochin* dagegen im Luftstengel mehr den einer Landpflanze, im Rhizom den einer Wasserpflanze.

Auch der lakunöse Bau der Rinde sowohl im assimilierenden Stengel als im Ausläuferspross von *Scheuchzeria* deutet auf ein grosses Durchlüftungs-

bedürfnis hin, wie es in Wasser untergetauchten Organen eigentümlich zu sein pflegt.

Speziellere Unterschiede im Bau des Stengels und Rhizoms von *Scheuchzeria* sind aus folgender Gegenüberstellung zu ersehen, bei der die Angaben von Rothert[1]) (47, S. 73—75) und von Raunkiaer (154, S. 25) benutzt wurden.

Innerer Bau von *Scheuchzeria*.

a. Stengel.	b. Rhizom.
Epidermiszellen nur sehr schwach verdickt, aber verholzt, unter ihnen eine Schicht etwas stärker verdickter Zellen, an die sich dann weiter einwärts kleine Sklerenchymbündelchen anlehnen.	Epidermiszellen innenseits verdickt und verkorkt, unter ihnen liegen 2—5 Schichten kleinzelligen Sklerenchyms.
Mächtig entwickeltes Assimilationsparenchym mit zahlreichen Luftgängen und zerstreuten Gefässbündeln (Raunkiaer). (s. Fig. 307 A bei g.)	Rinde „lamellös", reich an Stärke (Rothert).
Zentralzylinder mit schmalem Bastringe, an dessen Innenseite sich ein dichter Kreis von Gefässbündeln anlehnt (s. Fig. 307 A bei s).	Zentralzylinder von einer C-förmig verdickten Aussenscheide (Schutzscheide) umgeben; Bastring mit dünnwandigeren und weiteren Elementen, zwischen die sich die dichtgedrängten Leitbündel einschieben.
Der das Leptom umschliessende Hadrombogen der Einzelbündel ist kleiner als 180°.	Der das Leptom umschliessende Hadrombogen ist grösser als 180°.
Die Hadrom- und Leptom-Elemente sind enger als im Rhizom.	Die Hadrom- und Leptom-Elemente sind weiter als im Stengel.
Im Marke liegen einzelne peripherische, zerstreute Gefässbündel.	Markständige, isolierte Bündel sind selten.
Mark und Rinde enthalten wenig Stärkemehl.	Mark und Rinde sind reich an Stärkemehl.

Den im Rhizom von *Scheuchzeria* ausgebildeten Sklerenchymring deutet Rothert in Übereinstimmung mit der Auffassung Schwendeners als ein Festigungsmittel gegen radialen Druck. In Korrelation damit steht die verhältnismässige Dünnwandigkeit der Epidermis. Das von Rothert für den Hadromteil der Rhizomgefässbündel angegebene Auftreten eines Luftganges bedarf einer Nachprüfung, da De Bary[2]) solche Luftlücken in Gefässbündeln von Monokotylen immer nur in Laubstengeln und Blättern, aber nicht in Rhizomen auffand.

Die Wurzeln von *Scheuchzeria* beschreiben Van Tieghem und H. Douliot (57, S. 306) als oktarch, indem innerhalb des Zentralbündels 8 Hadromstreifen mit ebenso vielen Leptompartien abwechseln. Ob ein Perikambium auch hier fehlt, wie dies nach Chauveaud (14, S. 362) in den Wurzeln von *Triglochin*

---

[1]) Die von Rothert angewendeten ungewöhnlichen Benennungen der verschiedenen Gewebeformen wurden in obigem durch die jetzt üblichen Ausdrücke ersetzt.

[2]) Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877. S. 340.

palustris der Fall ist, muss noch festgestellt werden, es würde eine solche Reduktion im Bau des zentralen Wurzelbündels ein weitere Analogie zwischen *Scheuchzeria* und echten Wasserpflanzen wie *Potamogeton* und *Najas* bilden.

Der gleiche lakunöse Bau, der den Laubstengel und das Rhizom von *Scheuchzeria* auszeichnet, kehrt auch im Laubblatt dieser Pflanze (Fig. 307 B) wieder. Unter der Epidermis desselben folgt nach Raunkiaer (154, S. 25) zunächst eine Zellschicht ohne oder fast ohne Chlorophyll, dann ein 5—7 Zellagen mächtiges Assimilationsgewebe (Fig. 307 B bei g) mit eingelagertem Gefässbündelkreise. Letzterer wird häufig von der Epidermis nur durch eine einzige, an Kristallen reiche Zellschicht getrennt. Das übrige Blatt innerhalb der mechanischen und der assimilierenden Zone wird von einem unregelmässigen Netzwerk einschichtiger Zellplatten (Fig. 307 B) ausgefüllt, die eine vollständige Durchlüftung des ganzen Organs ermöglichen. In dieses Mestomfachwerk sind als Leitungsbahnen nur 3 grosse, weit getrennte Gefässbündel (Fig. 307 B bei ik) eingebaut. Die annähernd radiale Anordnung der Gewebe in dem unregelmässig dreikantigen oder halbrunden Blatte erinnert an die ähnliche Lagerung im Blatt der *Junci septati*, doch ist bei diesen nur im Jugendzustande das Innenfachwerk vollständig ausgebildet und wird später bis auf einzelne stehenbleibende Querplatten resorbiert.

Auf dem Querschnitt des *Scheuchzeria*-Blattes wird etwa $^7/_{10}$ der Gesamtfläche von dem luftführenden Fachwerk ausgefüllt; nur $^3/_{10}$ des Querschnitts bleiben für die mechanischen und die assimilierenden Zellen übrig, die zusammen einen Hohlzylinder mit einer Wanddicke von etwa $^1/_{10}$ des Durchmessers ausmachen. Da das mechanische Gewebe von der Flächeneinheit dieser Hohlzylinderwand nur einen kleinen Bruchteil — etwa $^3/_{100}$ — bildet, dürfte nach der von Schwendener (54, S. 76) angedeuteten Berechnungsmethode sich für das stengelähnlich gebaute Blatt von *Scheuchzeria* ein Biegungsmoment ergeben, das eine Aussteifung der mechanisch zu schwachen Hohlröhre absolut erforderlich macht. Die Bedeutung des Lamellenfachwerks im Innern des *Scheuchzeria*-Blattes als einer notwendigen Schutzeinrichtung gegen das Einknicken desselben tritt besonders bei dem Vergleich mit dem Hohlblatte von *Triglochin* hervor.

Durch das Überwiegen der Durchlüftungsräume in Wurzel, Rhizom, Laubstengel und Blatt wird bei *Scheuchzeria* eine starke Verminderung des spezifischen Gewichts ähnlich wie bei Arten von *Potamogeton* u. a. herbeigeführt; nach den oben angeführten Beobachtungen Drudes in den Seen des Böhmerwaldes vermag sie sich in der Tat unter Umständen wie eine Schwimmpflanze zu verhalten und auf hydrochorem Wege ihre Sprosse zu verbreiten.

Scheuchzeria besitzt auch einige Schutzeinrichtungen, wie wir sie sonst von echten Hydrophilen kennen. Dazu gehört vor allem die Ausbildung schleimabsondernder Oberflächenorgane, die nach den Untersuchungen von Schilling (48, S. 333—338) zumal in den Blattachseln als sog. Squamulae intravaginales — z. B. bei *Hydrocharitaceen*, *Alismataceen*, *Potamogetonaceen* u. a. — zum Schutz der jugendlichen Knospen verbreitet sind. Bei *Scheuchzeria* stehen diese Gebilde als mehrzellige, sehr weiche Haare zwischen dem Grunde der Blattscheide und der zugehörigen Achselknospe. Ihr Bau wurde von Irmisch (33) beschrieben. Buchenau (12, S. 491) sah sie erst in einem verhältnismässig späten Entwicklungsstadium des Blattes auftreten, in welchem letzteres sich zwar noch im merismatischen Zustande befand, aber bei einer Länge von etwa $^2/_3$ mm doch schon in Scheide, Spreite und Ligula differenziert war. Dass die achselständigen Haare von *Scheuchzeria* ebenso wie die häutigen Nebenblattschuppen von *Potamogeton* und *Najas* Schleim absondern, ist in Analogie mit den von Schilling untersuchten Fällen mit Sicherheit anzunehmen; immerhin muss die tatsächliche Sekretion von Schleim hier noch festgestellt werden.

Eine zweite bei Wasserpflanzen, wie auch bei einigen anderen an feuchte Standorte gebundenen Gewächsen nicht seltene Schutzeinrichtung, die der Scheitelporen, wurde durch Buchenau (11) an der Blattspitze von *Scheuchzeria* nachgewiesen. Es befindet sich hier eine etwa 1 mm lange und etwas weniger breite, bald dreieckige, bald rundliche, flache Grube, die sich von den sie umgebenden Blatträndern scharf absetzt. Die Blattepidermis ist an dieser Stelle unterbrochen; ebenso fehlt die sonst vorhandene Hypodermschicht mit quadratischen Saftzellen. Die Grube wird vielmehr von zahlreichen kleinen, zartwandigen Zellen ausgekleidet, deren Inhalt durch reichliche Plasmakörnchen auffällt (Buchenau). Da unter dieser Zellgruppe, die im Sinne von De Bary[1]) als Epithem zu bezeichnen ist, der Hauptleitstrang des Blattes endigt, ist damit der Bau eines grossen Wasserporus angedeutet, dessen ursprünglich vorhandene Epidermiszellen (bezw. Schliesszellen) frühzeitig wie in anderen schon von De Bary angeführten Fällen resorbiert werden und dadurch die auffallende Lücke in der Epidermis veranlassen. Die Funktion dieser hydathodenähnlichen Poren ist wahrscheinlich in der Wasserausscheidung zu suchen, die eine Einpressung von Wasser in die Intercellularräume verhindern soll, sobald durch die Feuchtigkeitsverhältnisse der Umgebung die Transpiration des Blattes aufgehoben wird; die Poren sind also Regulatoren des inneren Wasserstroms und zugleich eine Schutzeinrichtung „gegen die Injektion der Durchlüftungsräume mit Wasser“ (vgl. Haberlandt 61, S. 424). Dass der Porus auch bei *Scheuchzeria* eine allgemeine ökologische Bedeutung haben muss, geht daraus hervor, dass er sich hier bereits an der Spitze des assimilierenden Keimblattes vorfindet (nach Warming **200**, S. 100). Leider fehlen für die Wasserporen von *Scheuchzeria* bisher sowohl genauere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen als auch direkte Beobachtungen über die Wassersekretion selbst, so dass die oben gegebene Deutung nur auf Analogieschlüssen beruht. Übrigens ist die Auffassung von P. Weinrowsky[2]) (59) über die Funktion sonstiger Scheitelporen von Wasserpflanzen keine wesentlich andere als die hier vorgetragene.

Blütenverhältnisse, Bestäubung. Die Infloreszenzanlage von *Scheuchzeria* entwickelt sich zu einer armblütigen Traube mit Endblüte; meist werden 3—6, seltener bis 8 (nach Horn) oder 10 (nach Ascherson) Blüten gebildet. Das unterste Tragblatt stellt ein Mittelglied zwischen Laub- und Hochblatt dar und hat eine bauchig aufgetriebene Scheide mit kurzer Lamina; an den übrigen 3—5 mm langen Deckblättern tritt die Spreite noch mehr zurück.

Die jungen Blütenanlagen entstehen nach Buchenau (12, S. 493) in nischenartigen Einsenkungen der Spindel und haben daher nur wenig Raum zur Verfügung; dadurch werden auf der zur Achse hingewendeten Seite die Anlagen der Perigon- und Staubblätter frühzeitig zur Seite gedrängt, und es entsteht zwischen ihnen eine klaffende Öffnung, in der die kleinen, hufeisenförmigen Fruchtblattanlagen sichtbar werden. An der ziemlich niedrig bleibenden Blütenanlage entstehen sowohl die beiden Staubblattkreise als die Karpidialkreise deutlich in übereinanderliegenden Stockwerken.

Die ziemlich lang gestielte, entwickelte Blüte (Fig. 308) macht in der Tracht einen etwas unordentlichen Eindruck, da sie ihre trüb bräunlich-grünen Perigonblätter nicht gleichmässig ausbreitet und auch die Staubblätter keine regelmässige

[1]) Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane. S. 54.

[2]) Genannter Forscher hat wasserausscheidende Scheitelporen, die durch Resorption von Epidermiszellgruppen entstehen, auch an den Blättern von *Sparganium ramosum*, sowie ihren Ersatz durch Wasserspalten bei *Typha* nachgewiesen. Dies ist in der von mir früher gegebenen ökologischen Beschreibung von *Sparganium* (S. 374) und *Typha* (S. 348) nachzutragen.

Stellung einzunehmen pflegen. Im normalen Fall werden 6 auf 2 abwechselnde Kreise verteilte Perigonblätter ausgebildet, die etwa 2 mm lang und von länglich-eiförmiger Gestalt sind; die äusseren zeigen an der Basis eine kleine, höckerförmige Ausbauchung. Auf die Perigonblätter folgen in normaler Alternanz zwei dreigliedrige Staubblattkreise; die Stamina zeigen rotbraune Beutel auf weissen Filamenten und überragen das Perigon. Das Konnektiv ist in eine Spitze vorgezogen; die anfangs kürzeren Staubfäden strecken sich beim Aufblühen bedeutend und werden dünner, so dass sie die Antheren nicht mehr zu tragen vermögen und diese — im Gegensatz zu denen der *Triglochin*-Blüte — nach innen zu umkippen (Almqvist 2). Die meist nur zu dreien im äusseren Kreise, bisweilen aber auch in wechselnder Zahl im inneren Kreise ausgebildeten Fruchtblätter erscheinen zunächst als hufeisenförmige Hervorwölbungen des Achsenscheitels; sie erzeugen je 1—2 Samenanlagen an ihren Rändern. Im erwachsenen Zustande hängen die einzelnen stumpfkegeligen, griffellosen Karpiden nur an der Basis etwas zusammen und tragen an der Spitze lange, glashelle Narbenpapillen, die schief am Rücken des Organs ein Stück hinablaufen und von Buchenau mit einer zweizeiligen Bürste verglichen werden.

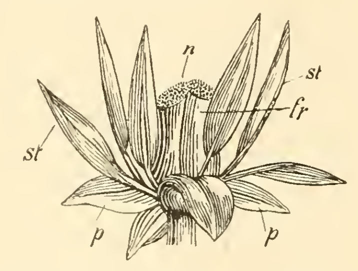


Fig. 308. *Scheuchzeria palustris.* Blüte, 4:1; p Perigonblätter, st Staubblätter, fr Fruchtknoten, n Narbe. (Nach Engler u. Prantl).

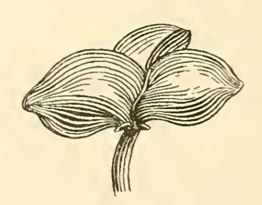


Fig. 309. *Scheuchzeria palustris.* Reife Frucht, 4:1. (Nach Engler und Prantl.)

Blütenanomalien von *Scheuchzeria* wurden besonders von P. Horn (29) beschrieben; sie zeigen Neigung teils zur Spaltung des zweiten Perigonwirtels und zugleich auch des zweiten Staminalwirtels, teils zum Schwinden des inneren Fruchtblattkreises. Auch viergliedrige Blüten treten gelegentlich auf.

Die Art der Geschlechtsreife vermochte Buchenau (12, S. 493) nicht sicher festzustellen, doch vermutete er in Analogie zu *Triglochin* Vorreife der Narben. Raunkiaer (154, S. 24) fand in der Tat schwache Protogynie; es erwiesen sich die Narben noch als ganz frisch, während der Pollen bereits ausstäubte. Die Bestäubung findet auf anemogamem Wege statt, und zwar macht der schwache Grad der Dichogamie Fremd- und Selbstbestäubung gleich wahrscheinlich. Insektenbesuche wurden bisher an der Blüte nicht wahrgenommen.

Als mittleres Blühdatum bezeichnet K. Fritsch (20) für Wien den 15. Mai als Durchschnitt aus drei Beobachtungsjahren. Für Norddeutschland geben die Florenwerke die Monate Mai und Juni, für den skandinavischen Norden (8) Juni und Juli als hauptsächlichste Blühperiode an.

Nach dem Blühen stirbt der Stengel allmählich bis zu dem nächstuntersten Seitenspross ab.

Fruchtbildung, Aussäungseinrichtungen. Der Fruchtansatz von *Scheuchzeria* erfolgt ohne Schwierigkeit. Nach der Befruchtung entwickeln sich die Karpelle zu aufgeblasenen, bis 7 mm langen, gelbgrünen Balgfrüchtchen, die sich bei der Reife stark nach aussen krümmen und an der Bauchnaht aufspringen. Die Zahl der Einzelfrüchte (Fig. 309) beträgt entsprechend der Karpiden-

zahl meist 2—3, selten bis 6, doch kommen auch hier Anomalien vor. So erwähnt L. Keller (36, S. 304) von einem Standort bei Kaprun unweit Salzburg Exemplare mit bis 13 Einzelfrüchten; auch P. Horn (30, S. 134—135) beobachtete bis zu 9 Karpiden.

Über die Art der Samenausstreuung liegen keine direkten Beobachtungen vor. Die bräunlich-gelben Samen sind nach Kølpin Ravn (155, S. 158) leichter als Wasser und durch langdauernde Schwimmfähigkeit ausgezeichnet. Im anatomischen Bau der Samenschale ähneln sie nach Angabe des genannten Forschers am meisten den Samen von *Menyanthes*. Ihre Epidermiszellen sind dickwandig und englumig; das darunter liegende Gewebe enthält mehr oder weniger zahlreiche Lufträume, und zwar nimmt die Weite der Zellen, sowie die Zahl der Interzellularen von aussen nach innen zu, während die dickwandigen Zellen nach der Peripherie zu überwiegen. Dieser Bau macht die hydrochore Verbreitung der *Scheuchzeria*-Samen unzweifelhaft. Auch erfolgt ihre Keimung unter natürlichen Umständen wohl immer nur zwischen nassen Moosrasen. Raunkiaer (154, S. 24) weist darauf hin, dass die Samen wegen ihrer Grösse für die Verbreitung durch Vögel ungeeignet sind und dass auch die hydrochore Verbreitung wegen der Isolierung und Eigenart geeigneter Standorte mit Schwierigkeiten verknüpft ist. Die schon oben erwähnte Verbreitung der Pflanze durch losgerissene, schwimmende *Sphagnum*-Rasen ist daher von ganz besonderer ökologischer Bedeutung.

2. Gattung. **Triglochin L., Dreizack.**

2. T. palustris L. 3. T. maritima L. 4. T. bulbosa L.

Von den oben genannten Arten kommen für unser Gebiet hauptsächlich die beiden ersten in Betracht, da *T. bulbosa L.* (= *T. Barrelieri Lois.*) nur in Dalmatien einige Standorte besitzt und sonst an Küstenstrichen Portugals, des westlichen und südlichen Frankreich und der Mittelmeerländer bis Kleinasien, sowie in Afrika heimisch ist.

T. palustris und *T. maritima* weichen in der Sprossbildung stark voneinander ab, stehen aber in anderer Hinsicht — so z. B. im Blütenbau — einander ziemlich nahe. Beide sind wie *Scheuchzeria* (s. d.) ausdauernde Sumpfpflanzen mit kürzerer oder längerer Grundachse und scheidigen, binsenähnlichen Blättern. Während *T. palustris* einen kurzen, senkrechten und schnell absterbenden Erdstamm mit dünnen Ausläufern entwickelt, wie sie für eine locker-schwammige Bodenunterlage geeignet sind, besitzt *T. maritima* eine wagrechte, kurzgliedrige und langlebige Grundachse, die auch festen, dichten Boden zu durchwachsen vermag. Erstere Art siedelt sich daher am liebsten auf lockerem Moorboden und nassen Niederungswiesen an; dagegen bevorzugt *T. maritima* infolge ihrer besonderen Ansprüche an den Salzgehalt des Bodens Strandwiesen des Meeresküste oder salzhaltige Sumpfstellen des Binnenlandes. Sie ist (nach Drude 16, S. 272) für unser Gebiet als charakteristische Leitpflanze der Halophytenformation zu betrachten.

In der geographischen Verbreitung stimmen *T. palustris* und *T. maritima* mehr überein, als nach ihrer morphologischen Verschiedenheit zu erwarten ist. Das Wohngebiet zerfällt nämlich für beide Arten übereinstimmend in einen europäisch-asiatischen, einen nordamerikanischen und einen auf die Südspitze von Südamerika[1]) (Patagonien, Chile, teilweise auch Argentinien) beschränkten Abschnitt. Auch die Einzelareale sind bei beiden Arten ähnlich; in Eurasien geht die Nordgrenze von Island über Lappland, das arktische Russland und Sibirien

[1]) Vgl. Alboff (1), Kurtz (37), Spegazzini (56).

bis Kamtschatka, in Nordamerika von Sitka und Alaska bis Labrador; doch fehlt *T. maritima* in Grönland, wo bisher nur *T. palustris* gefunden wurde. Südwärts verbreiten sich beide Arten ungefähr bis zu einer Linie, die von den Mittelmeerländern nach Kleinasien, Persien, Afghanistan bis Tibet und China bezw. Japan und in Nordamerika quer durch Mexiko gezogen wird (s. Ascherson und Graebner Syn. I. S. 377—378). Im einzelnen decken sich die Verbreitungsstriche der beiden Arten bei den ungleichen Lebensansprüchen letzterer nur unvollkommen; so fehlt z. B. *T. maritima* im Florengebiet der Schweiz und eines grossen Teils von Bayern ganz.

In Deutschland findet diese Art ihre reichlichste Entwicklung an den Küsten der Nord- und Ostsee, an denen sie auf den Dünen der friesischen Inseln bis zu denen Ostpreussens teils in reinen Beständen, teils gemischt mit anderen Halophyten auftritt. Wo eine Flutzone vorhanden ist, wie im westlichen Dänemark und im friesischen Wattenmeer, vermeidet *Triglochin* den äussersten, von der Flut überschwemmten und von *Salicornia herbacea* bewohnten Schlickgürtel, sie besetzt vielmehr erst eine nächst dahinter liegende, etwas höhere Zone (Warming 206, S. 224)[1]). Auch an der nordwestdeutschen Küste bezeichnet *T. maritima* nebst einigen anderen Halophyten häufig die Grenzlinie, an der Heidemoor und Strandwiese ineinander übergehen (nach Graebner 23, S. 263). Im Binnenlande des nördlichen und mittleren Deutschland hat die genannte Art nur zerstreute Standorte und findet ihre dichteste Verbreitung im Saalegebiet, sowie im Gebiet der Jeetze um Salzwedel. Hier sind überhaupt nach A. Schulz (51, 52) die Halophyten nördlich von den Alpen am reichlichsten vertreten, während sie im Rhein-, Nahe- und Oberweser-Ems-Gebiet, desgleichen in der Wetterau und in Lothringen spärlicher auftreten; doch fehlt *T. maritima* in keinem dieser Gebiete.

Als mehr oder weniger ständige Begleiter von *T. maritima* im Binnenlande, sowie an der Meeresküste sind zu nennen: *Zannichellia pedicellata, Festuca distans, Scirpus rufus, Juncus Gerardi, Obione pedunculata, Salicornia herbacea, Suaeda maritima, Melilotus dentatus, Samolus Valerandi, Glaux maritima, Erythraea linariifolia, Plantago maritima* und *Aster Tripolium*. Ihnen schliessen sich noch einige andere Halophyten an, die in östlicher und südöstlicher Richtung an Zahl und Dichte der Standorte zunehmen, wie z. B. Arten von *Artemisia*, mehrere *Chenopodiaceen* u. a., als deren hauptsächlichstes Entwicklungszentrum die Salzsteppen Innerasiens zu betrachten sind. Von hier aus scheint daher auch die gegenwärtig in Mitteleuropa ansässige Salzpflanzenflora ausgestrahlt zu sein, wobei naturgemäss die Verbreitung ebenso längs der Meeresküsten als von diesen landeinwärts stattzufinden vermochte.[2])

T. maritima vermag zwar auch auf trockenem Terrain, z. B. an Wegen, zu wachsen, wobei dann ihre Grundachse meist recht kurz und dick wird, doch zieht sie sumpfige Wiesenstellen und im Binnenland besonders auch Soolgräben als Standquartier vor, in denen sie dann ganz besonders kräftige[3]), weit aus dem Wasser hervorragende Bestände zu bilden pflegt. Nach W. O. Focke (19) soll sie bei Mangel von NaCl im Boden nicht zu normaler Entwicklung gelangen.

Die Lebensansprüche von *T. palustris* sind denen von *Scheuchzeria* nicht

---

[1]) 1. Fra Vesterhavskystens Marskegne. Vidensk. Meddel. fra Naturhist. Foren. Kjobenhavn 1890.

[2]) Nach A. Schulz (52) soll die Mehrzahl der mitteleuropäischen Halophyten während der ersten warmen Interglazialzeit eingewandert sein. Auch Höck (28) betont den im Osten oder Südosten zu suchenden Ursprung dieser Flora; Reiche (45) deutet nur auf ihren kontinentalen Charakter hin.

[3]) Vgl. R. Kell (35).

unähnlich; doch beschränkt sie sich keineswegs auf Torfmoore, sondern tritt auch auf Grasmoore, Rohrsümpfe, sowie Fluss- und Seeufer über. Auch Gebirgslagen — bis 2213 m am Ufer des Lago nero beim Bernina-Hospiz und 2400 m bei Chanrion im Wallis —meidet sie nicht; so wächst sie auch nach Magnin (41, S. 39) in der Sumpfgraszone an den Ufern zahlreicher Seen des Jura. Am Bodensee tritt sie neben *Molinia caerulea*, *Parnassia palustris*, *Equisetum palustre* u. a. mit einzelnen Vorposten in die periodisch überschwemmte Grenzzone ein (167, S. 14). In Norddeutschland wächst *Triglochin palustris* ebenso in Moosmooren in Gesellschaft der eben genannten Pflanzen als auch in Grasmooren in Begleitung von *Carex-*, *Juncus-* und *Eriophorum*-Arten.

Nicht selten kommen beide *Triglochin*-Arten auf schwach salzhaltigem Terrain[1]) nebeneinander vor. Es vermag somit auch *T. palustris* einen gewissen Chlornatriumgehalt des Nährbodens ohne Schaden zu ertragen und soll sich nach Buchenau (12, S. 500) an solchen Orten sogar länger frisch halten als an Lokalitäten mit süssem Wasser.

Ein eigentümlicher salziger Geschmack ist nach Almqvist (2) den frischen Teilen beider *Triglochin*-Arten eigentümlich. Ascherson und Graebner (Synops. I, S. 377) erwähnen einen allen *T.*-Arten zukommenden chlorartigen Geruch des Krautes, der sich beim Kochen desselben verliert. Die jungen Blätter werden an der Nordseeküste nach Ehrhart[2]) unter dem Namen „Röhr" (oder „Röhlk") als Gemüse verzehrt. In West- und Ostpreussen wird *T. maritima* als Wiesenpflanze geschätzt (nach Ascherson und Graebner, Synops. I, S. 377).

Keimung (Fig. 310). Der endospermlose und von der Fruchtschale umhüllte Same von *Triglochin* keimt an nassen Stellen im Frühjahr. Nach Buchenau (12) tritt zunächst das Wurzelende bogenförmig hervor (Fig. 310 bei B) und wendet sich zur Erde; hier gewinnt es schnell einen Stützpunkt und hebt dann das lange, fadenförmige Keimblatt nach aufwärts, wobei in der Regel auch die aufgesprungene Samenhaut und Fruchtschale hochgehoben werden; bleibt letztere dagegen im Boden stecken, so schlüpft der Keimling frei heraus. Das Keimblatt (von *T. maritima*) ergrünt und assimiliert frühzeitig; es wird von 1 oder 3 Gefässsträngen durchzogen (nach M. Levin 38). Die Hauptwurzel stirbt bald ab und wird durch zahlreiche aus dem Wurzelhals hervorbrechende Wurzelfasern ersetzt. Aus der wenig deutlichen Keimspalte entwickeln sich 4—6 Laubblätter.

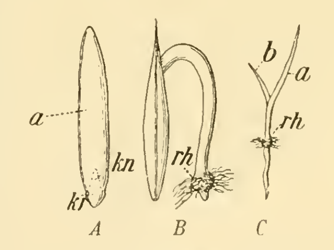


Fig. 310. *Triglochin palustris*. Keim und Keimung.
A Keim, 7:1; kn Keimknospe, kr Keimwurzel. B Keimung, 4:1; rh Wurzelhaare an der Keimwurzel. C Keimpflanze, 1:1; rh Wurzelhaare, a Keimblatt, b zweites Blatt. (Nach Raunkiaer.)

Der Keimungsvorgang zeigt somit Übereinstimmung mit dem von *Scheuchzeria*, sowie auch von *Alismataceen*; dagegen ist die Ähnlichkeit mit dem Keimungstypus von *Typha* und *Sparganium* nur eine geringe.

Die besonders von Buchenau (10. 12) und Raunkiaer (154) untersuchten Sprossverhältnisse der *Triglochin*-Arten sind, wie schon oben hervorgehoben, sehr verschieden und haben auch besondere ökologische Bedeutung, da von ihnen die Art der vegetativen Ausbreitung abhängt. Den Habitus von *T. palustris* veranschaulicht Fig. 311.

---

[1]) In der Mark Brandenburg z. B. von mir an der bekannten Salzstelle bei Ceestow und auf Wiesen am Könighorster Damm beobachtet; nach Ascherson (Flora der Provinz Brandenburg, 1864, S. 654) wachsen die beiden Arten in der Mark überhaupt gern zusammen.

[2]) Beiträge zur Naturk. III. S. 29. N. 7, zit. nach Buchenau (12, S. 499).



Fig. 311. *Triglochin palustris.* Habitusbild.

A Blühende Pflanze, 1:3. B Fruchtstand, 1:1. (Orig. L. Schröter.)

An der erstarkten Pflanze von *T. maritima* erreicht die schräg oder horizontal gerichtete kurzgliedrige, unterseits zahlreiche Nebenwurzeln tragende Grundachse eine Länge von 25—30 cm bei 2,5—4 mm Dicke; sie wird von Faserresten früherer Blätter dicht bedeckt und stirbt von hinten her langsam ab. Vor erreichter Blühreife wächst die Grundachse zunächst monopodial weiter, indem sie alljährlich eine Reihe zweizeilig gestellter, am Grunde bogig aufsteigender[1]) Laubblätter erzeugt. Im Blühjahre wächst die Achse nach Erzeugung einer Reihe von Laubblättern direkt in dem Blütenstand aus und verjüngt sich durch eine Kraftknospe, die in der Achsel des obersten, jüngsten Laubblatts ohne Vorblatt auftritt. Dieser sympodiale Wuchs wird dann auch in der Folgezeit beibehalten. An kräftigen Stöcken kann die Verjüngungsknospe bereits in der nämlichen Vegetationsperiode ausser einigen wenigen Laubblättern einen für das nächste Jahr bestimmten Blütenstand anlegen. Die in der obersten Laubblattachsel dieses Sprosses sitzende Knospe überwintert dann, wobei sie von den grossen, ausdauernden Scheiden der absterbenden Laubblätter umschlossen und geschützt wird. Diese dicken, lange frisch bleibenden Scheiden dienen ebenso wie die Grundachse selbst als Reservestoffspeicher während des Winters. Andere Knospen entstehen auch in den Achseln der übrigen Laubblätter, bleiben aber kleiner als die Verjüngungsknospe (Kraftknospe) und beginnen im Gegensatz zu dieser mit einem adossierten Vorblatt. Diese kleineren Knospen wachsen im folgenden oder in noch späteren Jahren zu Seitensprossen aus, die sich wie das Hauptsympodium verhalten und durch das allmähliche Absterben des letzteren nach und nach zu freien Sprossen werden. Hierdurch vermag sich die Pflanze langsam auf vegetativem Wege auszubreiten. Wächst die Pflanze auf schlammigen, dicht bewachsenen Schlickwiesen, so nimmt die Grundachse eine nur aufsteigende, bisweilen fast senkrechte Lage an und wird gestrecktgliedrig. Besonders charakteristisch für *T. maritima* ist es somit, dass sie ausschliesslich Laubtriebe

[1]) In diesen von den Laubblättern gebildeten Aushöhlungen pflegt sich an den Küstenstandorten der Pflanze oft eine Menge Sand anzuhäufen, der dann durch auskeimende Algenfäden klumpenartig zusammengehalten wird (Buchenau 12).

entwickelt; diese erhalten sich während eines grossen Teils der Vegetationsperiode frisch. Infolge der geschilderten Verzweigungsart erfolgt dann die vegetative Ausbreitung bei genannter Art nur langsam.

Im Gegensatz dazu treibt die senkrechte, leicht vergängliche Grundachse von *T. palustris* (Fig. 312 A) — etwa Mitte Juli — aus den Achseln der unteren Laubblätter eine wechselnde Zahl dünner, fadenförmiger Ausläufer (u), die brüchig und etwa 1 mm dick bei 10—15 cm Länge sind; sie beginnen mit einem nach hinten zu stehenden Niederblatt und tragen ausserdem noch 4—6 langscheidige Blattschuppen. Entweder durchwachsen sie die Basis ihres Mutterblatts oder sie suchen sich unter verschiedenen Biegungen einen Ausweg aus der Blattachsel. Ihre Spitzen bilden sich im Herbst zu überwinternden Zwiebeln (Fig. 312 A—C) aus. Diese sind länglich-eiförmige, 1—2 cm lange und 3—6 mm dicke Körper, die zu äusserst aus 1—2 scheidenförmigen, bald vertrocknenden Niederblättern bestehen; auf diese folgt ein dickes, mit Stärkemehl erfülltes Nährblatt, das äusserlich eine rötlichgraue, selten grünliche, innerlich eine gelblichweisse Färbung zeigt und die für das nächste Jahr bestimmte Laubtriebanlage umschliesst. Vielfach beginnen die Ausläuferzwiebeln — zumal kräftigere — an Stelle von Niederblättern mit 1—2 Laubblättern (Fig. 312A bei b), die dann unmittelbar das Nährblatt oder die Nährblätter umschliessen, wenn deren ausnahmsweise mehrere vorhanden sind. Auch sonstige noch in der Entwicklung begriffene Achsenspitzen der Pflanze, wie z. B. noch nicht blühreife Laubtriebe, ja selbst auch die Endknospe von Keimpflanzen, werden im Herbst durch eine Zwiebel abgeschlossen. Gegen Schluss der Vegetationsperiode stirbt dann sowohl die Grundachse der Mutterpflanze als die dünnen Ausläufer bis dicht zur Zwiebel heran ab. Die gesamte Pflanze zerfällt auf diese Weise ähnlich wie bei *Sagittaria sagittifolia* in soviel freie Sprosse als Überwinterungszwiebeln angelegt worden sind und erlangt dadurch die Fähigkeit — ganz im Gegensatz zu *T. maritima* — sich schnell auszubreiten und neues Terrain zu erobern. Abgesehen von der Bildung der Ausläufer und Überwinterungszwiebeln wächst die Grundachse von *T. palustris*, ähnlich wie die von *T. maritima*, nach Bildung einiger Laubblätter zu einem endständigen, blütentragenden Schaft aus (Fig. 311). Die Verjüngungsknospe (Kraftknospe) sitzt auch hier vorblattlos in der Achsel des obersten Laubblatts und entwickelt sich in der Regel bereits im Jahre der Anlage zu einer Laubrosette nebst neuem Blütenstand. Da die im Frühjahr austreibenden Blätter des Muttersprosses oft zu der Zeit bereits verwelkt sind, wenn sich der Seitenspross entwickelt, kann der Anschein hervorgerufen werden, als stände der Fruchtstengel seitenständig neben dem Laubtriebe, der seinerseits wieder durch einen

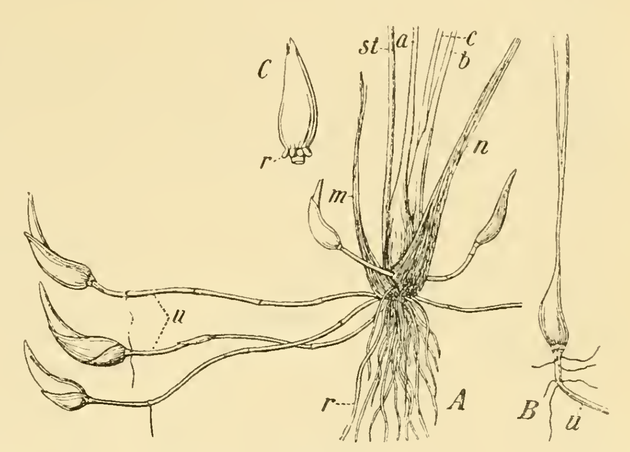


Fig. 312. *Triglochin palustris.*
A. Unterer Teil einer Pflanze im Oktober, 1:1; u Ausläufer mit Zwiebel an der Spitze, r Nebenwurzeln, st Blütenstengel, m und n die obersten welken Laubblätter, von denen n einen Verjüngungspross in der Achsel hat; derselbe trägt 3 Laubblätter (a, b und c) und endet in einer Zwiebel. B ein Ausläufer u, der unmittelbar unterhalb der Zwiebel 2 Laubblätter trägt, 1:1. C die Zwiebel aus B nach Entfernung der Laubblätter, 2:1; r ein Kranz von Wurzelanlagen. (Nach Raunkiaer).

Blütenstand abgeschlossen wird. In einzelnen Fällen kann sogar noch ein dritter Blütenstengel an demselben Exemplar durch Auftreten einer dritten Sprossgeneration im Nachsommer zur Entwicklung kommen (154). Der Hauptspross beginnt auch bei *T. palustris* im Gegensatz zum Ausläuferspross nicht mit einem Niederblatt, sondern mit einem Laubblatt. Besitzt der Hauptspross eine gerade Anzahl von Laubblättern, so fällt der zweite Stengel auf eine Seite, bei ungerader Anzahl auf die entgegengesetzte; entwickelt sich dann in der nämlichen Vegetationsperiode noch ein dritter Laubtrieb mit Blütenstengel, so stehen die beiden ersten Stengel entweder nebeneinander auf derselben Seite dieses noch frischen Laubtriebs oder sie fassen ihn zwischen sich ein (10).

Die dritte, unser Gebiet nur im äussersten Südosten berührende *Triglochin*-Art, *T. bulbosa*, steht in ihrer Wuchsform der *T. palustris* am nächsten, da auch bei ihr die Sprossspitzen — sowohl der Hauptachse als der Seitenachsen — in Überwinterungszwiebeln übergehen. Letztere werden von derben Fasern, den Resten vertrockneter Blätter, umhüllt und enthalten zwei Nährblätter, die zur Zeit der Winterruhe die junge, für das nächste Jahr bestimmte Sprossanlage umschliessen. Dagegen fehlen die verlängerten Ausläufer, so dass die aus der Erde herausgehobenen Pflanzen unten eine geschlossene, aber in sich meist zusammengesetzte Zwiebel zeigen. Wie bei *T. palustris* entwickelt nicht bloss der Hauptspross, sondern auch der aus der obersten Laubblattachsel hervorgegangene Seitenspross — in seltenen Fällen auch ein dritter Spross nächsthöherer Ordnung — einen Blütenstengel. Diese Sprosse beginnen stets mit einem Laubblatt. Vermag der Spross nicht mehr zum Blühen zu gelangen, so formt er seine Laubblattanlagen zu Nährblättern um, während die zeitweilig ausgebildeten Laubblätter gegen den Herbst hin absterben. Ein Blühreifwerden während des Keimungsjahres scheint ausgeschlossen zu sein. An älteren Stöcken wird die abgestorbene Achse unterhalb der Zwiebel in Form von Scheiben abgeworfen (10).

Die mediterrane *T. laxiflora* Gussone besitzt die gleiche Wuchsart wie *T. bulbosa*. Da die Pflanze sonst wesentlich nur durch die herbstliche Blütezeit von der schon im April und Mai blühenden *T. bulbosa* abweicht, wird sie von Buchenau (13, S. 408—412) als saisondimorphe Form letzterer Art betrachtet.

Innerer Bau. Die Anatomie der vegetativen Organe von *T. maritima* wurde eingehend von T. G. Hill (27) untersucht, nachdem schon früher Guilland (25) den Bau des Rhizoms, sowie Areschoug (5) und Warming (58, S. 214—215) den Bau des Blattes beschrieben hatten. Rothert (47) verglich die Struktur der Grundachse und des blütentragenden Stengels von *T. palustris*, die auch von F. Haupt (26) untersucht wurden. Raunkiaer (154) gab eine zusammenfassende anatomische Charakteristik von *T. maritima* und *palustris*.

Der Bau des Laubstengels (Fig. 313) ist im wesentlichen bei den genannten Arten der gleiche. Unter der zartwandigen Epidermis[1]) folgt ein mehrere Zellschichten mächtiges Assimilationsgewebe (r), das mit zahlreichen Luftlücken durchsetzt ist und vom Mark durch einen breiten mechanischen Ring[2]) geschieden wird (Fig. 313 bei sk). An diesen lehnen sich von innen die konzentrisch gebauten (nach Hill) Gefässbündel (g) an. Der innere Teil des Ringes besteht aus weniger verdickten Zellen und geht ziemlich allmählich in das Markparenchym über. Der zentrale Gewebeteil des Laubstengels verschwindet in der Regel ganz und wird von einer grossen Lufthöhle ersetzt.

---

[1]) Hill (27, S. 89) beschreibt von den Epidermiszellen älterer Stengelteile längsgerichtete Cuticularstreifen; auch fand er die Spaltöffnungen des Stengels ebenso gebaut wie die des Blattes.

[2]) Der mechanische Ring kommt nach Hill durch nachträgliche Verdickung und Verholzung des die Einzelbündel trennenden Grundgewebes zu stande.

Der Bau der unterirdischen Achse weicht bei beiden *Triglochin*-Arten wesentlich von dem des Laubstengels ab. Schon Guillaud (25) hatte im Rhizom von *T. maritima* einen zentralen Baststrang (Sklerenchymstrang) aufgefunden, der auch von (Hill 27, Fig. 1) abgebildet und erwähnt wird (Fig. 314 bei C). Ein ähnlicher Baststrang kommt nach Guillaud (25, S. 84) im Rhizom von *T. palustris* vor, nur ist er hier schwächer entwickelt, besteht aus weniger verdickten, kürzeren Elementen und tritt nur im Vorderende des Rhizoms auf, das die Blattrosette trägt, fehlt aber im absterbenden Hinterende. Im übrigen besitzt die Grundachse (Fig. 314) von *T. maritima* (nach Hill) unter einer peripherischen, verholzten Sklerenchymschicht (sk) eine stark lakunöse Rinde (R), die vom Zentralzylinder durch eine deutlich entwickelte Aussenscheide (End) mit verdickten Radial- und Innenwandungen geschieden wird. Im Perikambium des Zentralzylinders findet nach Hill ein gewisses Dickenwachstum durch tangentiale Zellteilungen statt, die im Rhizom von *T. palustris* nicht aufgefunden werden konnten. Die zahl-

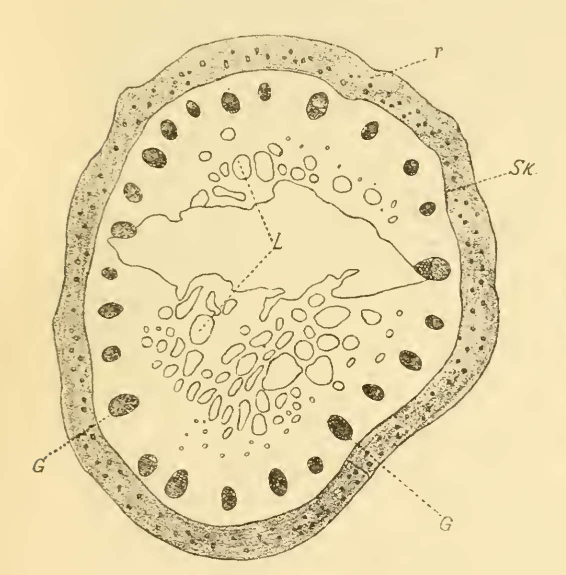


Fig. 313. *Triglochin maritima.*
Querschnitt des Stengels, 82:1. r die Rinde mit Luftgängen, Sk Sklerenchymring, G G Gefässbünd l, L Luftkanäle des Markes. (Nach Hill.)

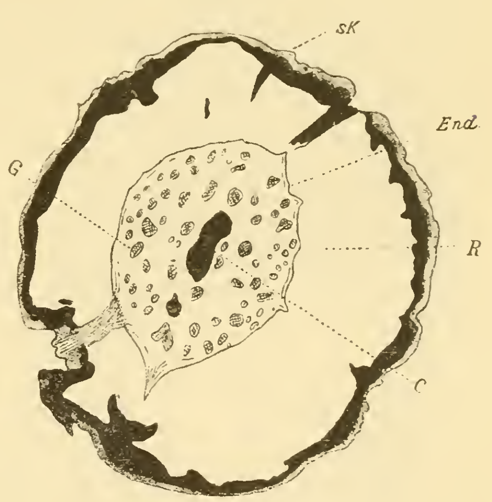


Fig. 314. *Triglochin maritima.*
Querschnitt der Grundachse, 45:1. Sk Sklerenchymring, R Rinde, End Endodermis, G Gefässbündel, C zentraler Sklerenchymstrang. (Nach Hill.)

reichen Gefässbündel des Zentralzylinders sind konzentrisch gebaut; doch sind bei den meisten Bündeln in der Regel fünf Stellen vorhanden, an denen das Xylem durch je eine dünnwandigere Parenchymzelle unterbrochen wird. Der Verlauf der Blattspurbündel im Rhizom ist der des Palmentypus (27). Ausserdem wird die Peripherie des Zentralzylinders von zahlreichen kleinen Bündeln umgeben.

Der von Rothert (47, S. 76) für *T. palustris* hervorgehobene Unterschied in der relativen Mächtigkeit der Rinde und des Zentralzylinders ist auch bei *T. maritima* ausgeprägt. Die betreffenden Werte sind folgende:

Verhältnis des Durchmessers des Zentralzylinders zur Dicke der Rinde.

	Im Laubstengel:	Im Rhizom:	Quotient:
Triglochin palustris .	10,0	0,5	20,0
„ *maritima* .	8,3	1,3	6,4

Oder auf Flächenverhältniszahlen (Querschnitt = 1) bezogen:

	Im Laubstengel: a Zentralzylinder	b Rinde	Im Rhizom: a Zentralzylinder	b Rinde
T. palustris . . .	$\frac{7}{10}$	$\frac{3}{10}$	$\frac{1}{25}$	$\frac{24}{25}$
T. maritima . . .	$\frac{7}{10}$	$\frac{3}{10}$	$\frac{3}{20}$	$\frac{17}{20}$

Hiernach ist die Rinde im Rhizom von *T. palustris* verhältnismässig stärker[1]) entwickelt als bei *T. maritima*, während im Laubstengel der beiden Arten ein solcher Unterschied nicht hervortritt. Es hängt dies offenbar mit der ungleichen

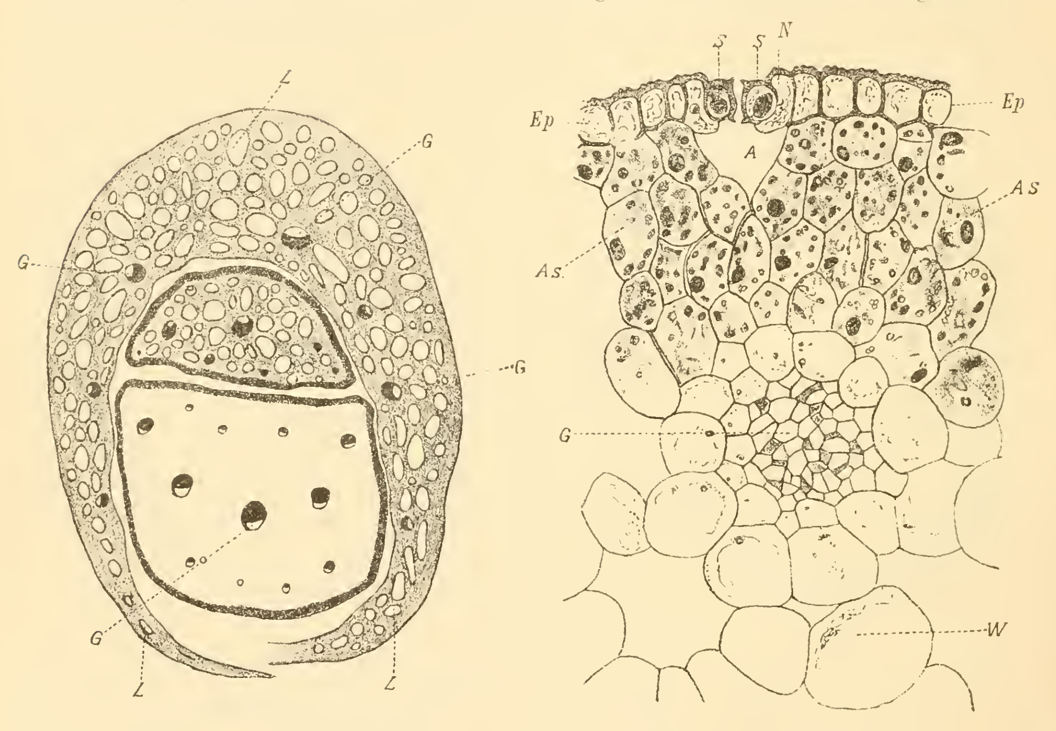


Fig. 315. *Triglochin maritima.*
Querschnitt durch 3 aufeinander folgende Blätter, 45:1; G Gefässbündel, L Luftlücken. (Nach Hill.)

Fig. 316. *Triglochin maritima.*
Teil eines Blattquerschnittes, 250:1; Ep Epidermis, S Schliesszelle, N Nebenzelle, A Atemhöhle, As Assimilationsgewebe, G Gefässbündel (die schraffierten Zellen sind die Geleitzellen der Siebröhren), W Wassergewebe. (Nach Hill.)

Verdickungs- und Wachstumsart der beiderlei Grundachsen zusammen, von denen die von *T. palustris* mehr zur schnelleren Ausbreitung in lockerem Boden geeignet erscheint als die andere.

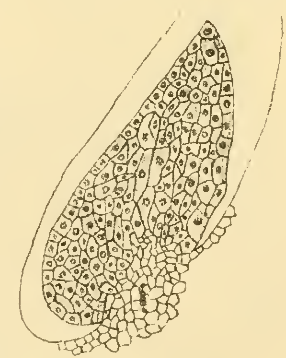
---

[1]) Die nach Rotherts Messungen berechneten Zahlwerte bedürfen noch einer weiteren Kontrolle, da der Querdurchmesser der Rinde immer auch von der Turgescenz ihrer Zellen abhängt und hierdurch beträchtliche Verschiedenheiten ungleicher Altersstadien hervorgerufen werden können. So bestimmte z. B. Hill den Durchmesser jüngerer Rhizomspitzen von *T. maritima* zu 8 mm, dagegen den von älteren Grundachsen nur zu 4 mm.

Den Bau der Wurzel hat Hill (27) näher untersucht. Unter der wurzelhaarbildenden Schicht und der Exodermis folgt zunächst eine 2—3 Zellschichten breite, nicht lakunöse Aussenrinde, darunter eine mit schizogenen Lufträumen ausgestattete Innenrinde; ferner eine deutliche Endodermis und im Zentrum ein 5—7strahliges Radialbündel, dessen Leptomstreifen auf je eine einzelne Siebröhre reduziert erscheinen. Auch Van Tieghem und H. Douliot (57, S. 305—306) schildern den Bau der Wurzel von *T. maritima*[1]) ähnlich; jedoch fanden sie das zentrale Radialbündel der Seitenwurzeln nur dreistrahlig.

Die 3—4 dm langen Blätter von *Triglochin* sind im Querschnitt halbrund oder fast rund; bei *T. maritima* (Fig. 315) beträgt der grössere Querdurchmesser ca. 3 mm, der kleinere 1.5 mm; bei *T. palustris* sind die Dimensionen noch kleiner. Die basalen Scheiden sind stark entwickelt und umfassen mit ihren Flanken die jüngeren Blätter. Warming (58, S. 214—215) beschreibt das Blatt von *T. maritima* (Fig. 316) als isolateral gebaut mit zentralem „Wassergewebe“ (W), dem die Hauptgefässstränge eingelagert sind. Im Umkreis dieses farblosen, stark lakunösen Innengewebes liegen etwa 4 Schichten von Palissadenzellen (As), deren Reihen aussen kürzer sind als innen. Auch diese assimilierenden Zellen sind durch auffallend weite Luftlücken unterbrochen. Die grösseren, zentralen Gefässbündel werden von mechanischen Scheiden umgeben; die zahlreichen kleinen, der Assimilationszone sich anschliessenden Bündel kehren ihr Leptom nach aussen, den Hadromteil nach innen.

Die Stomata der Blattepidermis (Fig. 316 bei S) haben längsgerichtete Spalten; ihre Schliesszellen liegen nur wenig tiefer als die umgebenden Epidermiszellen und überspannen grosse Atemhöhlen (A). Sie werden von 2 Nebenzellen (N) begleitet (58, S. 240), die wahrscheinlich als Schutzeinrichtung gegen Gestaltveränderung des Spaltöffnungsapparats beim Einschrumpfen des Blattes zu betrachten sind (7, S. 603). In dem ebenfalls isolateral gebauten Blatt von *T. palustris* verlaufen nach Raunkiaer 3 grosse, von Bast begleitete Gefässbündel, während die Zahl derselben bei *T. maritima* in der Regel grösser ist. Einen weiteren Unterschied bietet die nur im Blatte von *T. palustris* entwickelte zentrale Lufthöhle. Gemeinsam ist den Blättern beider Arten eine reichliche Ausstattung mit Durchlüftungsräumen. In dieser Beziehung macht *T. maritima* von anderen Halophilen eine auffallende Ausnahme, da sie nach Warming unter den von ihm untersuchten Salzpflanzen die grössten Intercellularräume im Blattgewebe aufweist und sich dadurch als eine halophil gewordene Sumpfpflanze kennzeichnet (58, S. 247).


Fig. 317. *Triglochin maritima.* Achselschüppchen im Längsschnitt, 160:1. (Nach Hill.)

Gleich der verwandten *Scheuchzeria* besitzen auch die *Triglochin*-Arten als Knospenschutzeinrichtung schleimabsondernde Achselschüppchen, die hier schon von Irmisch (33) bemerkt und neuerdings von Hill (27), sowie von H. Gibson (22) untersucht worden sind. Sie bilden dünne, zweischichtige, rein celluläre Platten (Fig. 317), deren oberflächliche Schleimabsonderung von Hill (27, S. 93) festgestellt wurde. Derselbe sah ausserdem am Grunde der Achselschüppchen eine quergestellte Zone (Fig. 318 bei End) endodermisartiger Zellwandverdickungen auftreten, die nach Abgliederung der genannten Organe das darunter liegende Gewebe anscheinend vor Berührung mit

[1]) Den Bau und die Anlage der Seitenwurzeln von *T. Barrelieri* hat A. Borzi (8) untersucht.

Wasser und Luft schützen soll. Es dürfte jedoch diese den Saftaustausch unterbrechende Zone auch die Abgliederung der Achselschuppen selbst zur Folge haben und damit den Beweis liefern, dass letztere Organe hier nur eine temporäre, auf eine bestimmte Entwicklungsperiode beschränkte Bedeutung haben.[1])

Blütenverhältnisse, Bestäubung. Im Herbst des dem Blühen vorangehenden Jahres werden an der fleischigen Inflorescenzachse von *T. maritima* und *palustris* bereits die Blüten angelegt, die im folgenden Frühjahr in weit vorgeschrittener Entwicklung am unteren Teil der Spindel zu finden sind (53, S. 141—143). Die Blütenprimordien erscheinen als Höcker von kreisförmigem Umriss, an deren unterer Seite das erste Perigonblatt als stumpfer, flacher Vorsprung auftritt; dieser vergrössert sich schnell und schiebt sich nach Ausgliederung der beiden oberen, paarigen Perigonabschnitte über diese hinweg, indem er auf diese Weise das hier fehlende Blütentragblatt ersetzt. Eigentümlich, aber durch neuere entwicklungsgeschichtliche Untersuchung von K. Schumann (53, S. 160) sicher gestellt ist die Tatsache, dass der äussere Staubblattkreis (von *T. maritima*) zeitlich früher angelegt wird als die inneren Perigonabschnitte, und dass letztere infolge einer Dehnung der Achse höher am Vegetationskegel inseriert erscheinen als die äusseren Staubblätter. Diese eigenartige Stellung der Blütenteile (Fig. 319) hat bereits F. Ehrhart in seinen „Beiträgen zur Naturkunde" (1790, V, S. 46, zit. nach Buchenau 12, S. 491) durch die Worte angedeutet: Stamina singula in singulis foliolis perigonii. Jedes Perigonblatt steht mit dem unmittelbar vor ihm liegenden Staubblatt insofern in näherer Verbindung, als beide an ihrer Basis etwas verwachsen sind (12). Auch fällt regelmässig das äussere Perigon mit den davorstehenden Staubblättern früher als der innere Perigonkreis ab (30, S. 129). Auf die beiden Staubblattkreise folgen in regelmässiger Alternanz 2 dreigliedrige Fruchtblattwirtel, von denen jedoch der äussere bei *T. palustris* nicht zur Ausbildung gelangt. P. Horn (30, S. 28) beobachtete mehrfach zweizählige *Triglochin*-Blüten mit 2 + 2gliedrigem 1Perigon, 2 + 2 Staubblättern und 2 + 2 Karpiden, die somit den Blüten von *Potamogeton* entsprechen.

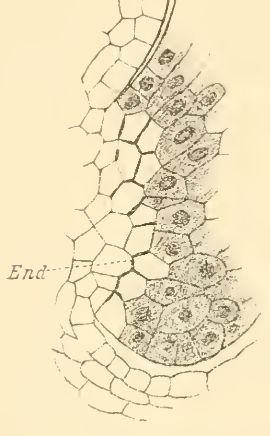


Fig. 318. *Triglochin maritima.*
Teil eines Achselschüppchens im Längsschnitt, 360:1. End endodermisartige Zellwandverdickung. (Nach Hill.)

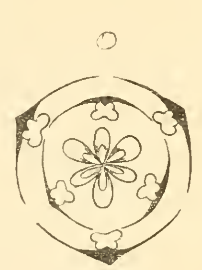


Fig. 319. *Triglochin maritima.*
Blütendiagramm (nach Horn).

Im entwickelten Zustande bildet die Inflorescenz der *T. maritima* eine dicht gedrängte, aus mehreren hundert Blüten gebildete Traube von 1—2 dm Länge. Die Stiele der Einzelblüten sind etwa 2—4 mm lang und stehen aufrecht ab; eine Gipfelblüte fehlt in der Regel. Dagegen ist der nur 8—15 cm lange Blütenstand von *T. palustris* lockerer und besteht aus einer geringeren Zahl — meist nur gegen 50 — Blüten, die auf angedrückten, anfangs kurzen, später stark verlängerten Stielen stehen; auch kommt hier meist eine Gipfelblüte zur Ausbildung. Das Aufblühen erfolgt wie gewöhnlich von unten her (zentripetal).

[1]) Von der Basis der Achselschüppchen bei *T. palustris* gibt Harvey Gibson (22, S. 230) eine auffallend starke Kutikularisierung der Zellwände in älteren Zuständen an; von einer Abgliederung der Schüppchen wird nichts erwähnt.

Die einzelne Blüte von *T. palustris* gleicht einem grün gefärbten, unten bauchigen Fläschchen von etwa 2,5 mm Länge. Beim Aufblühen umschliessen die am Rande weisshäutigen, gelbgrünen, oberwärts öfter violett überlaufenen Perigonschuppen die dahinter stehenden, auf sehr kurzen Trägern befestigten und noch unreifen, extrorsen Beutel vollständig, dagegen sind die auf der Spitze des säulenförmig gestreckten Fruchtknotens sitzenden glashellen drei Narbenpinsel bereits entwickelt und zum Auffangen des Pollens bereit (Fig. 320 A und B). Dieser protogyne Zustand dauert nach Kerner v. Marilaun (96) etwa 2—3 Tage; dann beginnen die Narbenpapillen einzuschrumpfen und die Antheren des unteren Staubblattwirtels (Fig. 320 D) öffnen sich aussenseits, wobei der weisslich

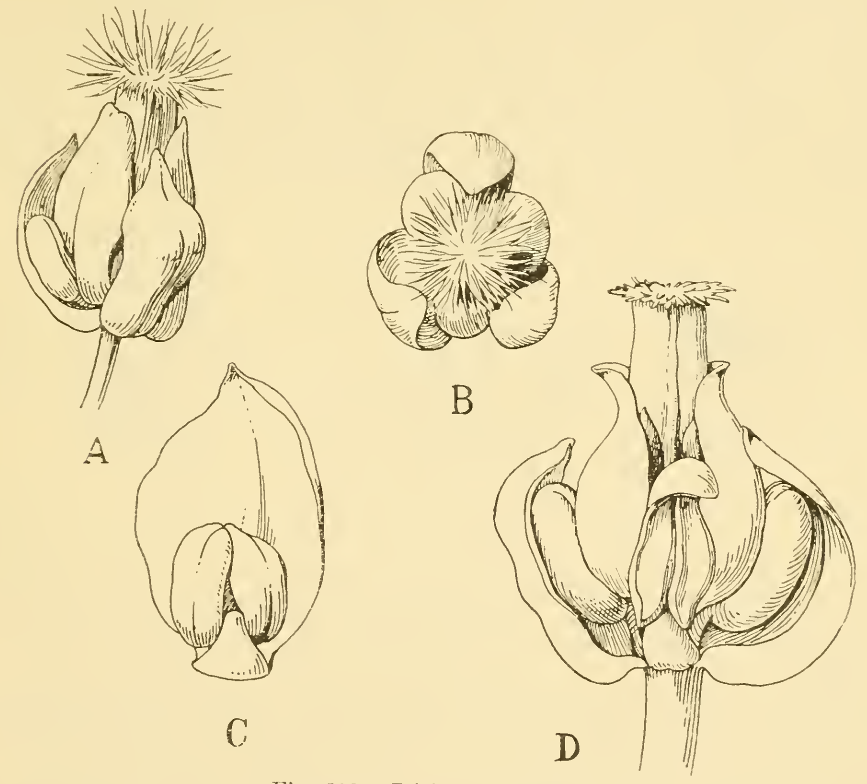


Fig. 320. *Triglochin palustris.*

Blüte in verschiedenen Stadien der Geschlechtsreife. A weibliches Stadium, von der Seite gesehen, B dasselbe von oben gesehen. C äusseres Perigon- und Staubblatt von innen. D Blüte im ersten männlichen Stadium, mit geöffneten äusseren Antheren. 10:1.

(Nach teilweise unveröffentlichten Zeichnungen von A. Kerner v. Marilaun.)

gefärbte Pollen zunächst in die schalenartig vertiefte Höhlung des darunter stehenden Perigonblattes hineinfällt. Von hier aus muss der Blütenstaub durch einen Windstoss auf die frische Narbe einer anderen Blüte geweht werden, wenn Bestäubung stattfinden soll. Nach Entleerung der unteren Antheren und ihrer zugehörigen Perigonschuppen fallen diese ab, und es wiederholt sich dann derselbe Vorgang auch an dem oberen Wirtel der Perigon- und Staubblätter (96). Diese Art der in zwei Stockwerken ungleichzeitig erfolgenden Pollenausstreuung steht offenbar mit dem entwicklungsgeschichtlichen Verhalten der Blütenglieder in näherem Zusammenhange.

Die Pollenzellen von *T. palustris* beschreibt Warnstorf (208, S. 52) als kugelig bis eiförmig und an der Oberfläche dicht warzig; ihre Grösse beträgt 31 μ. Der Durchmesser der unregelmässig tetraëdrischen und ebenfalls warzigen Pollenzellen von *T. maritima* misst nach demselben Forscher 25—31 μ. Sie enthalten bei ersterer Art nach Lidforss (112, S. 294) reichlich Stärke.

Die vorauseilende Entwicklung der Narbe wurde bereits von J. B. Vaucher (187, IV, S. 224) 1841 bemerkt, der in seiner Beschreibung der Blüte auch das Ausstäuben erst des unteren, dann des oberen Antherenquirls andeutet. Protogynie und Anemogamie der Pflanze wurden 1869 durch S. Axell (6, S. 38 und 114) festgestellt. Auch F. Delpino (32, II, 1, S. 38—39) erwähnte die Blüten von *Triglochin* als Beispiel eines „anemophilen Betäubungssapparats mit unbeweglichen Blüten (‚impollinazione anemofila a tipo immotifloro‘)“ und zugleich ausgezeichneter Protogynie. Den genaueren Bestäubungsvorgang untersuchte 1876 Kerner von Marilaun, der auch beobachtete, dass der leicht stäubende Pollen in kleinen Wölkchen auf die Narben etwa 8—10 cm höher stehender, im weiblichen Zustande befindlicher Blüten fortgeführt zu werden pflegt. Später haben Mac Leod (133, V, 291), Knuth (102, II, 2, S. 409), Kirchner und Warnstorf (208, S. 52) eingehendere Beobachtungen über die Bestäubungseinrichtung gemacht und im wesentlichen die von Kerner gegebene

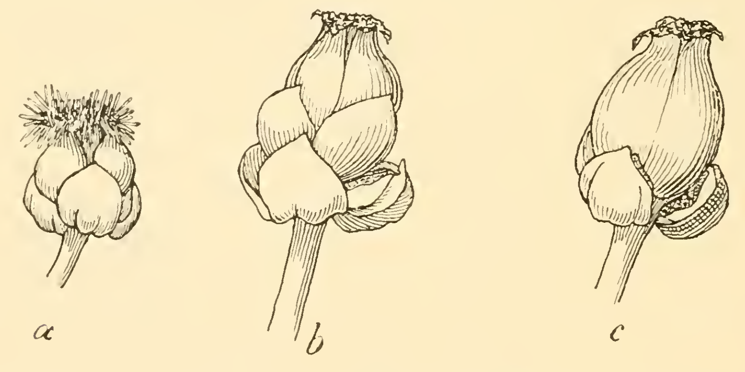


Fig. 321. *Triglochin maritima.*
Die verschiedenen Blütenstadien, 5:1. a weiblicher, b erster männlicher, c zweiter männlicher Zustand. (Orig. Kirchner.)

Darstellung bestätigt. O. Kirchner beobachtete im botanischen Garten von Hohenheim (27. Aug. 1898) an den Blüten von *T. maritima*, deren Blühen im wesentlichen ebenso verläuft, wie bei *T. palustris* (Fig. 321), eine mittelgrosse Diptere, sowie bei Kastelruth (21. Aug. 1891) zwei tote, anscheinend mit dem Rüssel eingeklemmte Fliegen an den Blüten von *T. palustris*. Eine entomogame Bestäubung der Blüten ist hiernach, wie auch nach der warzigen Beschaffenheit des Pollens nicht ausgeschlossen.

Nach hinterlassenen Aufzeichnungen Kerners von Marilaun wird bei *Triglochin* Xenogamie besonders dadurch begünstigt, dass immer neben älteren Stöcken auch jüngere zur Entwicklung gelangen; da nun die jüngeren Exemplare weniger hoch aufragen, kommen ihre zunächst im weiblichen Zustande befindlichen Blüten naturgemäss stets in ungefähr gleiches Niveau mit den in männlichem Zustand befindlichen Blüten der älteren Exemplare zu liegen. Kirchner (nach unveröffentlichten Beobachtungen) betont, dass bei *T. palustris* der ganze Blütenstand erst seinen weiblichen Zustand beendigt, ehe an den unteren Blüten sich die ersten Antheren öffnen. Dagegen fand er bei *T. maritima* die Narben in der oberen Hälfte der Inflorescenz noch frisch, wenn die unteren Blüten in das männliche Stadium treten.

Ein von Nolte angegebener, aber verloren gegangener Bastard zwischen *T. maritima* und *palustris* (s. Ascherson und Graebner, Synopsis I, S. 379) bedarf neuer Bestätigung.

Auch bei *T. bulbosa* fand Kerner von Marilaun die drei charakteristischen Stadien der Blütenentfaltung, d. h. den protogynen Anfangszustand und die beiden Reifezustände des unteren, dann des oberen Antherenquirls ähnlich wie bei *T. palustris* ausgebildet.

Die Blühgewohnheiten der *Triglochin*-Arten scheinen stark abzuändern. So blüht *T. maritima* an ihren Mittelmeerstandorten nach Pospichal (44) schon im April, dagegen in Norddeutschland erst vom Juni ab bis zum August. Für *T. palustris* berechnete K. Fritsch (20) als mittleres Datum in Wien den 16. Juni; doch setzt diese Art ihr Blühen mindestens bis zum August fort, wie auch aus den hinterlassenen Aufzeichnungen Kerners hervorgeht, der sie in Innsbruck noch am 19. August blühend beobachtete. Eine verlängerte Blütezeit besitzt auch *T. bulbosa*, die jedoch ein Frühblüher ist und von Kerner bereits am 25. Mai 1876 im botanischen Garten von Innsbruck als blühend notiert wurde; an der französischen Mittelmeerküste blüht diese Art nach Grenier und Godron (24) im April und Mai.

Mit der Bestäubung in Zusammenhang stehende periodische Bewegungen der Blütenhülle kommen bei *Triglochin* nicht vor, ihre Blüten sind agamotropisch (62, S. 175); auch karpotropische Bewegungen der Fruchtstiele fehlen.

Fruchtbildung, Aussäungseinrichtungen. Aus dem befruchteten Fruchtknoten entwickeln sich bei *T. maritima* 6[1]), bei *T. palustris* nur 3 Teilfrüchte, indem hier die 3 äusseren Karpiden zu schmalen Streifen verkümmern. Anfangs bleiben die Teilfrüchte ihrer ganzen Länge nach verbunden; bei der Reife lösen sie sich aber von unten nach oben hin von einem stehenbleibenden Mittelsäulchen ab.

T. maritima trägt etwa 6 mm lange und 2 mm dicke, eiförmige Früchte (Fig. 322), die unterhalb der Spitze etwas eingeschnürt erscheinen. Es sind Pflanzen mit zweierlei Fruchtformen beobachtet worden; bei der Form *sexangularis* Rchb. sind sie scharf sechskantig und an der Spitze halsartig verschmälert; dagegen besitzt die Form *exangularis* wenig oder nicht kantige, nach oben abgestutzte Früchte (nach Ascherson und Graebner, Synops. I, S. 377). Ob diese Formen auch mit anatomischen und ökologischen Unterschieden zusammenhängen, ist weiter zu prüfen. Nach Raunkiaer ist wegen des geringen spezifischen Gewichts der Früchte an ihrer hydrochoren Verbreitung nicht zu zweifeln. Nach Sernander (171, S. 219) beruht ihr Schwimmvermögen darauf, dass in der Fruchtschale ein Luftgewebe zwischen Epidermis und innerer Sklerenchymschicht liegt. und ausserdem das vom Samen nicht völlig ausgefüllte Fruchtfach noch einen Luftraum enthält. Bei Überschwemmungen, denen die Pflanze an ihren Standorten leicht ausgesetzt ist, wird durch den geschilderten Bau der Fruchtwand die Aussäung in hohem Grade erleichtert.

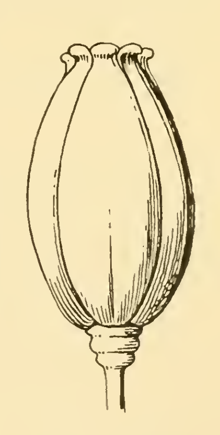


Fig. 322. *Triglochin maritima.* Frucht, 6:1. (Orig. Loew.)

T. palustris besitzt keulenförmige, unten verschmälerte. bis 8 mm lange und 1 mm breite Früchte (Fig. 323) von durchaus abweichender Aussäungs-

[1]) Ausnahmsweise kommen auch bei *T. maritima* nur 3 Früchtchen zur Ausbildung. Dieser Fall wurde z. B. von M. L. Fernald (17) an Exemplaren beobachtet, die am Strande von Schooner-Cove bei Cutler in Maine (Nordamerika) wuchsen.

einrichtung. Hier bilden nämlich die Teilfrüchte lange, linienförmige, nach unten in eine starre Spitze auslaufende Streifen (Fig. 323 A), die lange Zeit auf dem Mittelsäulchen als drei nach unten und aussen gekrümmte Haken vorragen und der Pflanze den Namen Dreizack verschafft haben. Anatomisch bestehen die Aussenschichten der Frucht (Fig. 323 B) nach Raunkiaer aus luftführendem Gewebe (s), die inneren dagegen aus mechanisch festen Zellen (h), die besonders an den Kanten der Teilfrüchte entwickelt sind und fast ausschliesslich die harten,

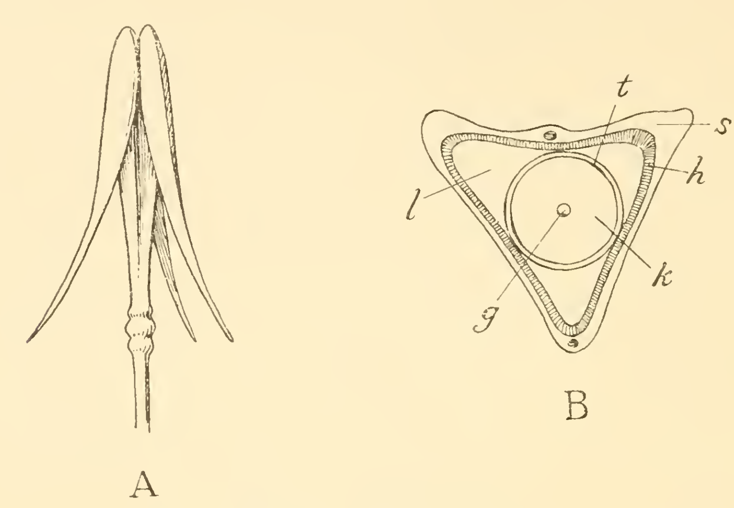


Fig. 323. *Triglochin palustris.*

A Frucht, 5:1. B Querschnitt einer Teilfrucht, 30:1. s äusserer lufthaltiger Teil der Fruchtschale, h innerer mechanisch fester Teil der Fruchtschale, l Luftraum zwischen Fruchtschale und Same, t Samenschale, k Keimblatt, g Gefässbündel. (Nach Raunkiaer.)

festen Endspitzen herstellen. Kommen Herdentiere oder auch Vögel mit dem aussäungsreifen Fruchtstand der Pflanze in Berührung, so haften die spitzen Teilfrüchte leicht in der Bekleidung der Tiere, reissen sich vom Mittelsäulchen los und werden fortgetragen. Nebenher ist auch für *T. palustris* hydrochore Verbreitung anzunehmen (**154**).

9. Familie. **Alismaceae.**

(Bearbeitet von H. Glück mit Beiträgen von O. Kirchner.)

Wichtigste spezielle Literatur: [1])

1. Adamow, W. v. Ueber Sagittaria alpina Willd. (Sag. natans Pall.), einen bisher noch unbekannten Bürger der europäischen Flora. Scripta Botanica Hort. Universitatis Imperialis Petropolitanae. Fasciculus XIV. 1897.
2. Ascherson, P. und Graebner, P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Bd. 1. Leipzig 1896.
3. Bolle, C. Notiz über die Alismaceenformen der Mark. Verhandlg. des botan. Vereins der Provinz Brandenburg. Berlin 1861—62. III. u. IV. Heft. S. 159 f.
4. Buchenau, F. Alismataceae in Englers Pflanzenreich, 16. Heft. Leipzig 1903.
5. — — Index criticus Butomacearum, Alismacearum Juncaginearumque. Abhandl. des naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen 1868.

[1]) Vgl. die allgemeine ökologische Literatur S. 24 ff., im folgenden Text mit fetten Ziffern zitiert.

6. Buchenau, F. Index criticus Butomacearum Alismacearumque hucusque descriptarum. Nachträge. Abhandl. des naturwissenschaftl. Vereins zu Bremen. Bd. 2. 1871.

7. — — Beiträge zur Kenntnis der Butomaceen, Alismaceen und Juncaginaceen. Englers Jahrbücher, Bd. 2, S. 465 ff.

8. — — Ueber die Blütenentwicklung von Alisma und Butomus. Flora, Bd. 15, 1857, S. 241 f.

9. — - Alismataceae in Engler-Prantls natürlichen Pflanzenfamilien. Bd. 2. Leipzig 1889. Abt. 1. S. 227—232.

10. Caspary, F. Ueber Exkursionen im Kreise Neustadt und die See-Untersuchungen in den Kreisen Culm und Thorn. Schriften der phys.-ökonom. Gesellschaft zu Königsberg. Bd. 25. S. 106 ff.

11. Celakovský, L. Alisma arcuatum Michalet, neu für Böhmen und Österreich-Ungarn überhaupt. Österreichische Botanische Zeitschrift. Bd. 35. 1885. S. 377 u. 414.

12. Cosson, E. et de Schoenefeld, W. Description de deux espèces nouvelles d'Espagne (Saxifraga conifera, Alisma alpestre). Bull. Soc. bot. France 1864. Tome 9. p. 332.

13. Costantin, J. Recherches sur la Sagittaire. Daselbst, 1885. Tome 32. p. 218—223.

14. — — Observations critiques sur l'épiderme des feuilles des végétaux aquatiques. Daselbst, p. 135—182.

15. — — Etudes sur les feuilles des plantes aquatiques. Ann. d. sc. nat. Sér. VII. Bot., t. 3. 1886. p. 94—162.

16. Fauth, A. Beiträge zur Anatomie und Biologie der Früchte und Samen einiger einheimischer Wasser- und Sumpfpflanzen. Botan. Centralblatt. Beih. Bd. 14. 1903. S. 327—373.

17. Frank, A. B. Beiträge zur Pflanzenphysiologie. Leipzig 1868. (Die Milchsaftbehälter von Rhus typhina, Alisma Plantago und Sagittaria sagittifolia. S. 108—112.)

18. Glück, H. Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. I. Teil: Die Lebensgeschichte der europäischen Alismaceen. Mit 25 Textfiguren und 7 lith. Doppeltafeln. Jena 1905.

19. — — Das gleiche. II. Teil: Untersuchungen über die mitteleuropäischen Utricularia-Arten, über die Turionenbildung bei Wasserpflanzen, sowie über Ceratophyllum. Mit 28 Textfiguren und 6 lith. Doppeltafeln. Jena 1906.

20. — — Systematische Gliederung der europäischen Alismaceen. Allgemeine Botanische Zeitschrift für Systematik etc. von A. Kneucker. Jahrg. 1906.

21. Gorski, S. in Eichwald, naturhistorische Skizze von Lithauen, Volhynien und Podolien. Wilna 1830.

22. Irmisch, Th. Ueber das Vorkommen von schuppen- oder haarförmigen Gebilden innerhalb der Blattscheiden bei monokotylischen Gewächsen. Botan. Zeitung. Bd. 16. 1858. S. 177—179.

23. — — Botanische Notizen. Daselbst, Bd. 8. 1850. S. 719—721.

24. Jahn, E. Ueber Schwimmblätter. Fünfstücks Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Bd. 1. Abt. 2. Stuttgart 1896.

25. Kirschleger. Etwas über flutende Pflanzen. Flora 1856. S. 529—536.

26. Klinge, J. Ueber Sagittaria sagittaefolia. Sitzungsber. d. Naturf. Gesellsch. b. d. Univers. Dorpat. Bd. 5. 1880. S. 379—408.

27. Michalet, E. Beschreibung von Alisma arcuatum. Bull. Soc. bot. France. Tome 1. S. 312.

28. Micheli, M. Alismaceae, in A. et C. De Candolle, Suites au Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Monographiae Phanerogamarum. Vol. 3. Paris 1881.

29. Müller, C. Bau der Ausläufer von Sagittaria sagittifolia L. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1884. S. 165.
30. Münter, J. Ueber die Knospen der Sagittaria sagittifolia. Botanische Zeitung. Bd. 3. 1845. S. 689.
31. Nolte, E. F. Botanische Bemerkungen über Stratiotes und Sagittaria. Mit 2 Kupfertafeln. Kopenhagen 1825.
32. Reinsch, P. Ueber die dreierlei Blätter der Sagittaria sagittifolia L. Flora, Bd. 43. 1860. S. 740.
33. Schenck, H. Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Kassel. 1886.
34. Schilling, A. U. Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen. Flora, Bd. 78. 1894. S. 280—360.
35. Unger, F. Das System der Milchsaftgänge in Alisma Plantago. Denkschr. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. 13. 1857. S. 27 f.
36. Wächter, W. Beiträge zur Kenntnis einiger Wasserpflanzen. Flora, Bd. 83. 1897. S. 367—397.
37. Walter, F. Bemerkungen über die Lebensweise einiger deutschen Pflanzen (Sagittaria sagittifolia). Flora, Bd. 2. 1842. S. 737 f.
38. Warming, E. Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse. Den Naturhistoriske Forenings Festskrift. Kopenhagen 1884.

Pflanzengeographisches und morphologisches Verhalten.

Die Familie der *Alismaceen*, der Froschlöffelgewächse, umfasst im ganzen etwa 70 einzelne Arten, von denen jedoch nur 6 auf die mitteleuropäische Flora entfallen. In pflanzengeographischer Hinsicht treten in dem gemässigten Klima Europas die *Alismaceen* stark in den Hintergrund, gehören jedoch in ökologischer Hinsicht zu den interessantesten Gewächsen unserer Flora. Gleich vielen anderen Wasserpflanzen sind sie durch einen weitgehenden Polymorphismus ausgezeichnet, der durch die stets wechselnden Standortsverhältnisse bedingt wird.

Die 6 in Mitteleuropa vorkommenden *Alismaceen* verteilen sich auf 5 Gattungen: es sind *Alisma plantago*, *A. graminifolium*, *Sagittaria sagittifolia*, *Echinodorus ranunculoides*, *Caldesia parnassifolia* und *Elisma natans*. Alle bewohnen süsse Binnengewässer und siedeln sich am Rande von Teichen und Flüssen an; bald treten sie vereinzelt, bald gesellig in kleinen Gruppen zwischen andern Wasser- und Sumpfgewächsen auf; sie bilden also nie grosse, die Gesamtvegetation eines Gewässers charakterisierende Pflanzenbestände, wie das von anderen Wasserpflanzen, wie *Trapa*, *Nuphar*, *Nymphaeen*, gewissen *Potamogeten*, *Batrachium* u. a. bekannt ist.

Alisma plantago und *A. graminifolium* sind über die nördliche gemässigte Zone beider Hemisphären verbreitet; die erstere ist in unserem Gebiet die häufigste Art der Familie und steigt in den Alpen bis zu einer Höhe von 1500 m an.

Sagittaria sagittifolia findet sich bei uns häufig in Gewässern der Tiefebenen, dagegen nur sehr zerstreut und nicht über 500 m aufsteigend im Berglande, sie fehlt daher in Tirol, Salzburg, Kärnten und Istrien; ausserhalb des Gebietes kommt die Art in Mittel- und Nordeuropa mit Ausnahme des nördlichsten Skandinavien und Russland vor, im Süden bis Catalonien, Mittelitalien und Thracien, ausserhalb Europas in Transkaukasien, Babylonien, Afghanistan, Ostindien, China, Japan und Sibirien.

Echinodorus ranunculoides gehört im allgemeinen der Atlantischen Zone und dem Mittelmeergebiet an und ist in unserem Gebiet ziemlich zerstreut, nach Osten bis Wollin und in die Havelgegenden verbreitet, ausserhalb des Gebietes in Südschweden, Dänemark, den Britischen Inseln, Frankreich, der Iberischen Halbinsel, den Canarischen Inseln und im Mittelmeergebiet einschliesslich des westlichen Nordafrika bis nach Griechenland im Osten.

Caldesia parnassifolia ist eine bei uns sehr zerstreut vorkommende Pflanze: sie findet sich vereinzelt in Westpreussen, Posen, Brandenburg, Pommern, Mecklenburg, Hessen und Bayern, in Südtirol und Oberösterreich, Kärnten und Steiermark; ausserhalb unseres Gebietes in Polen, Russisch-Littauen, Ungarn, Kroatien, Slavonien, Frankreich, Ober- und Mittelitalien; ausserhalb Europas in Ostindien, dem oberen Nilgebiet, Madagaskar und Neuholland.[1])

Elisma natans hat seine Hauptverbreitung im nördlichen Flachland unseres Gebietes, findet sich ausserdem in Westjütland, auf den Britischen Inseln, in Frankreich und Nordspanien; die Südgrenze seines Vorkommens erstreckt sich von der Dauphiné nach Lothringen und durch die Eifel zum Südwestfuss des Harzes, nach der Ober- und Niederlausitz, durch die Provinz Posen nach Konitz, Schlochau und Kolberg (2).

Alle genannten Arten besitzen eine kurze, gestauchte Sprossachse, die in spiraliger Anordnung die Laubblätter trägt. Letztere werden repräsentiert durch zwei Grundtypen. Der eine stellt das lineale oder Bandblatt vor, der andere das aus Stiel und Spreite bestehende Spreitenblatt. Bandblätter und Spreitenblätter folgen innerhalb der Entwickelung eines jeden Individuums im regelmässigen Wechsel aufeinander, und verhalten sich genetisch zu einander wie die Primärblätter zu den Folgeblättern. Wir dürfen also die linealen Blätter der *Alismaceen*, wie überhaupt die aller heterophyllen Wassergewächse keineswegs als eine durch das Wasser erzeugte Anpassungsform auffassen, eine Ansicht, die schon öfters ausgesprochen wurde. Zwischen den linealen Blättern und den Spreitenblättern kommen bei allen Arten vermittelnde Bindeglieder vor, die man als Übergangsblätter bezeichnen kann.

Lineale Blätter und Spreitenblätter sind sehr anpassungsfähig, ihre jeweilige Ausbildung ist von der Wasser- und Luftzufuhr bedingt. Man unterscheidet am zweckmässigsten folgende Blattmodifikationen:

1. Wasserblätter: solche Blätter, die stets gänzlich untergetaucht bleiben; in der Regel sind sie lineal, also Primärblättern homolog. Formen, die Wasserblätter als die wichtigsten Assimilationsorgane tragen, bezeichne ich als Wasserformen.

2. Schwimmblätter: gestielte Spreitenblätter, deren Stiel stets submers ist, und deren Blattfläche stets auf der Wasseroberfläche schwimmt. Formen, welche Schwimmblätter als die wichtigsten Assimilationsorgane tragen, bezeichne ich als Schwimmformen.

3. Luftblätter: ganz von Luft umgebene Blätter, die entweder lineal oder in Stiel und Spreite differenziert sind. Solche Formen, die nur Luftblätter besitzen, bezeichne ich als Landformen.

4. Emerse Blätter: Spreitenblätter, deren unterer Teil von Wasser und deren oberer von Luft umspült ist.[2]) Solche Formen, die emerse Blätter als die wichtigsten Assimilationsorgane produzieren, bezeichne ich als Seichtwasserformen.

Die Blütenstände entstehen als Verlängerung der Hauptachse oder in den Achseln von Laubblättern und sind schaftartig. Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei *Sagittaria sagittifolia*: der Schaft trägt im oberen Teil mehrere dreizählige alternierende Quirle von schuppenartigen Hochblättern, aus deren Achsel weibliche oder männliche Blüten entspringen. Komplizierter schon sind die Verhältnisse bei *Echinodorus*. Der Blütenschaft trägt oben eine oder einige

---

[1]) Die aussereuropäischen Standorte beziehen sich alle auf *C. reniformis* Don, die von Buchenau mit *C. parnassifolia* identifiziert, von andern Autoren jedoch von dieser abgetrennt wird.

[2]) Die emersen Blätter sind in meiner Lebensgeschichte der europäischen *Alismaceen* (Lit. Nr. 18, S. XIII) als „Luftblätter" bezeichnet worden.

übereinander stehende vielstrahlige Dolden langgestielter Blüten, deren Stiele sämtlich aus der Achsel von je drei kleinen Hochblättchen entstehen. Nach der von Buchenau (7, S. 475) ausgeführten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung bleibt jedoch in je einem Hochblattquirl eine der drei Blattachseln steril, während in den beiden anderen langgestielte Blüten entstehen, deren Achsen sich an der Basis noch schraubelig verzweigen können. Selten nehmen aus einer solchen Hochblattachsel entwickelte Äste ihre Entstehung, die dann ihrerseits wieder Blütendolden tragen können. *Echinodorus ranunculoides* var. *repens* macht vom Typus eine Ausnahme, indem an Stelle des einen fruktifikativen Achselsprosses ein vegetativer Laubtrieb hervorgebracht wird. Dabei nehmen die Blütenstände den Charakter von horizontalen Ausläufern an, während die Blüten zu diesen letzteren sich senkrecht stellen. Auf diese Weise entstehen Tochtersprosse, die sich später von der Mutterpflanze abtrennen und mit Hilfe von Adventivwurzeln selbständig werden können. Die Blütenstände von *Elisma* zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit denen von *Echinodorus repens*, indem auch bei ihnen ein sekundärer Verlaubungsprozess stattfindet. Die Blütenstandsachse ist im oberen Teil ebenfalls mit dreizähligen und alternierenden Hochblattquirlen besetzt, und zwar sind die Hochblätter entweder alle drei häutig und bis auf drei kleine Randzähnchen miteinander verwachsen, oder aber es verlängern sich ein bis zwei dieser Zähnchen nach oben zu in ein kleines gestieltes Spreitenblatt, dessen Spreite bald auf dem Wasserspiegel schwimmt, bald auch submers und rudimentär bleibt. Aus den Achseln zweier Hochblätter eines Quirles entspringt je eine Blüte, während aus der Achsel des dritten ein kleiner Laubspross seine Entstehung nimmt, der submerse Blätter oder Schwimmblätter erzeugt. Die normaler Weise im Wasser flutenden Blütenstände wandeln sich auch da später in vegetative Ausläufer um, indem sie sich an ihren Stengelknoten festwurzeln; durch nachträgliche Isolierung dieser Tochtersprosse können neue Individuen ins Dasein treten. Am kompliziertesten ist der Aufbau der Blütenstände bei *Alisma* und *Caldesia*. Dieselben sind aufrecht und tragen im oberen Teil eine Reihe dreizähliger, alternierender Hochblattquirle. Aus sämtlichen Blattachseln entspringen grössere Äste, die sich an der Basis schraubelig verzweigen. Dadurch, dass auch alle Seitenachsen in genau der gleichen Weise wie die Hauptachse Seitenachsen höherer Ordnung bilden, entsteht eine pyramidale Rispe, die sich symmetrisch aus zahlreichen Etagen 1—n. Ordnung zusammensetzt.

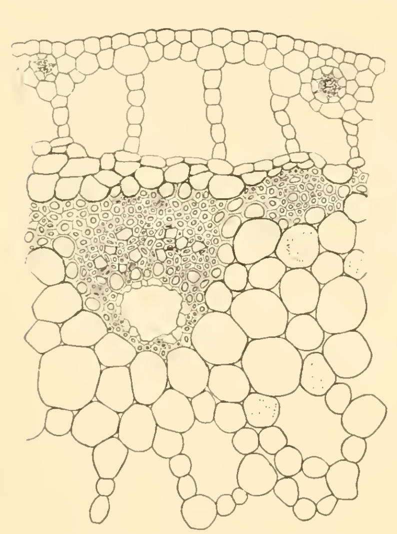


Fig. 324. *Alisma plantago.* Teil eines Querschnittes durch den Blütenstengel.

Unter der Epidermis liegt ein von Luftkammern durchzogenes Parenchym, in dem sich nahe der Epidermis Milchsaftgänge finden; es folgt ein Sklerenchymring mit einem innen anliegenden Gefässbündel, welches einen Luftkanal enthält; weiter innen liegt ein von Luftlücken durchzogenes Parenchym. 95fach vergr. (Orig. Dr. W. Lang.)

Die Stengel zeigen in ihrem anatomischen Bau die charakteristischen Merkmale der Sumpfpflanzen. (Vgl. Fig. 324.) Unter der Epidermis liegt ein von lufthaltigen Interzellulargängen durchsetztes Rindengewebe, in dessen äusseren Schichten sich Milchsaftgänge vorfinden. Die Luftkanäle sind in Kammern geteilt durch Diaphragmen, an deren Berührungskanten Ausschnitte zur Luftzirkulation

vorhanden sind. Auf das Rindengewebe folgt weiter innen ein mehr oder weniger fester, geschlossener oder durchbrochener Hohlzylinder von mechanischen, sklerenchymatischen Zellen, an dessen Innenseite die meisten Gefässbündel angelagert sind, einzelne solche durchziehen auch das Markparenchym (4). Nicht selten, z. B. bei *Alisma* und *Sagittaria*, enthalten die Gefässbündel einen lufthaltigen Kanal, welcher dadurch entsteht, dass das älteste oder gewöhnlich mehrere beisammen stehende Ringgefässe und bisweilen auch einige zartwandige Zellen von einer Schicht langgestreckter, dünnwandiger Zellen umgeben sind, welche zu einem Interzellulargang auseinanderweichen; an den Wänden desselben sieht man hin und wieder die Ringe der ursprünglichen Gefässe hängen (17).

Alle Wurzeln sind nach dem frühzeitigen Absterben der Hauptwurzel Adventivwurzeln und unverzweigt; sie besitzen eine zarte Epidermis mit spärlichen Wurzelhaaren und dienen bei der Lebensweise der Pflanzen vorzugsweise zu ihrer Befestigung im Boden; für die Nahrungsaufnahme werden sie nur bei den Landformen von einer grösseren Bedeutung. Sie zeigen zweierlei Formen: die dünnen Wurzeln enthalten ein zusammenhängendes Rindengewebe, dessen äusserste Lagen sehr grosszellig sind, während bei den inneren die Grösse der Zellen rasch abnimmt; bei den dickeren Wurzeln ist das Rindengewebe in radialer Richtung in einschichtige Zellplatten zerklüftet, zwischen denen sich meistens keine Diaphragmen ausbilden. Der zentrale Gefässbündelstrang besteht meist aus verdickten Parenchymzellen, getüpfelten Holzzellen und Treppen- oder Spiralgefässen (4).

Die Blüten der *Alismaceen* sind nach der Dreizahl gebaut, die beiden alternierenden Kreise der Blütenhülle unterscheiden sich an Grösse und meistens auch an Färbung so voneinander, dass man sie als Kelch und Krone bezeichnen kann. Die Zahl und Stellung der Staubblätter ist verschieden, bei den einheimischen Gattungen finden sich 6, 9, 12 oder zahlreiche in einem bis mehreren Wirteln. Die Fruchtblätter sind zu 3 bis vielen in der Blüte vorhanden und bilden eben so viele untereinander freie Pistille mit einfächerigem Fruchtknoten, der eine grundständige Samenanlage umschliesst; diese besitzt 2 Integumente, ist gekrümmt und umgewendet, mit der Mikropyle meist nach aussen, nur bei *Elisma* nach innen gerichtet.

Ökologisches Verhalten im allgemeinen.

Eine jede der oben erwähnten *Alismaceen* findet nur innerhalb bestimmter Standortsverhältnisse die Summe derjenigen Existenzbedingungen vor, in denen sowohl vegetative als auch fruktifikative Organe in gleich günstiger Weise zur Entfaltung gelangen. Die so charakterisierten Standortsbedingungen bezeichne ich als das Optimum der Gesamtentwicklung oder als Wachstumsoptimum schlechtweg. Das Wachstumsoptimum wird für jede Art bedingt durch eine ganz bestimmte Wasserzufuhr und ist damit auch durch eine ganz bestimmte Blattform charakterisiert. Je nachdem emerse Blätter, Schwimmblätter oder submerse Wasserblätter im Standortsoptimum die wichtigsten Assimilationsorgane bilden, lassen sich zweckmässig die genannten *Alismaceen* in drei Gruppen einteilen.

Die Vertreter der 1. Gruppe produzieren im Wachstumsoptimum emerse Blätter als die wichtigsten Assimilationsorgane; hieher gehören: *Alisma plantago*, *Sagittaria sagittifolia*, *Echinodorus ranunculoides* nebst var. *repens*.

Die Arten der 2. Gruppe bilden im Wachstumsoptimum Schwimmblätter als die wichtigsten Assimilationsorgane; hieher gehören: *Caldesia parnassifolia* und *Elisma natans*.

Die zur 3. Gruppe gehörigen Arten produzieren im Wachstumsoptimum submerse Wasserblätter als die wichtigsten Assimilationsorgane; hieher gehört: *Alisma graminifolium*.

Das Wachstumsoptimum liegt für die einzelnen Arten natürlich bei verschiedener Wassertiefe. Beim Überschreiten des Wachstumsoptimums nach oben zu, also mit abnehmender Wassertiefe, findet eine Reduktion aller Vegetationsorgane statt, während die Blütenbildung jedoch reichlicher werden kann. Diese Reduktion hat ihren Höhepunkt erreicht, wenn die Pflanze ausserhalb des Wassers sich entwickeln muss. Es entstehen dann Landformen von mehr oder minder zwergigem Wuchs. Bei diesen kommen die Bandblätter ebenfalls zur Ausbildung, aber ihre Grösse und Vegetationsdauer ist aufs höchste reduziert. Hieraus geht hervor, dass die Bandblattform der *Alismaceen* eine periodisch wiederkehrende Primärblattform und nicht etwa eine spezifische Anpassungsform an das Wasserleben ist.

Wird das Wachstumsoptimum nach unten zu überschritten, wird also die Wassertiefe eine immer grössere, so findet zunächst eine Streckung der Spreitenblätter statt, und bei gewissen Arten (*Alisma plantago, Echinodorus ranunculoides, Sagittaria sagittifolia*) Ersatz der emersen Blätter durch Schwimmblätter, welche mitunter recht beträchtliche Länge erreichen können. Von einer bestimmten Wassertiefe an jedoch verschwinden die Spreitenblätter, um durch Bandblätter ersetzt zu werden. Das Optimum für die Bandblattentwicklung liegt somit viel tiefer als das für die Gesamtentwicklung der Pflanze. Die im Bandblatt-Optimum befindlichen Formen bleiben auch den ganzen Sommer über auf dem Bandblattstadium stehen. Es gehören hieher: *Alisma graminifolium* f. *angustissimum*, *Echinodorus ranunculoides* f. *zosterifolius*, *E. r.* var. *repens* f. *graminifolius*, *Elisma natans* f. *sparganiifolium* und *Sagittaria sagittifolia* f. *vallisneriifolia*. An dieser Stelle möge gleichzeitig bemerkt sein, dass bei *Echinodorus* und *Elisma* nicht nur grössere Wassertiefe, sondern auch die winterliche Kälte zur Bildung von Bandblattformen führt, und zwar auch in geringer Wassertiefe. Diese so erzeugten Bandblattformen dürfen natürlich genau ebenso wie die oben genannten bezeichnet werden.

Im Optimum der Bandblattbildung werden die Bandblätter nicht nur am zahlreichsten gebildet, sondern sie erreichen da auch ihre grössten Dimensionen. Unter den genannten Arten bildet *Sagittaria sagittifolia* die grössten Bandblätter, welche bis 250 cm lang und bis 32 mm breit werden. Bei *Caldesia parnassifolia* und *Alisma plantago* jedoch sind die Bandblätter so sehr in den Hintergrund gedrängt, dass eine Bandblattform im systematischen Sinn nicht mehr entsteht. Bei *Alisma p.* ist das lineale Bandblatt normaler Weise nur auf den Keimling beschränkt.

Wird das Wachstumsoptimum der Bandblätter nach unten zu überschritten, so macht sich ein neuer Hemmungsprozess geltend, die Bandblattfläche wird reduziert, bis schliesslich die Pflanze nur mehr als Kümmerform vegetiert; damit ist sie an der unteren Wachstumsgrenze angelangt. An dieser führen die Wasserformen der *Alismaceen* nicht nur als Kümmerformen ihre Existenz, sondern es erleidet auch ihre Vegetationsdauer eine dementsprechende Abkürzung. Die tiefste bis jetzt bekannte Wachstumsgrenze zeigt *Sagittaria sagittifolia*, die noch in 5 m tiefem Wasser gedeiht.

Die Fortpflanzung der in Rede stehenden *Alismaceen* geschieht zum Teil mit Hilfe von Samen, die vorzugsweise auf hydrochore Verbreitung angewiesen sind, zum Teil auf vegetativem Wege. Die Samen werden meist reichlich produziert; nur *Caldesia parnassifolia* reift ihre Samen spärlich und offenbar nicht an jeder Lokalität, jedenfalls im Zusammenhang mit ihrer reichlichen vegetativen Vermehrung.

Was zunächst die Keimfähigkeit anbelangt, so brauchen die Samen von *Alisma plantago*, *A. graminifolium*, *Echinodorus ranunculoides*, *E. repens* und sehr wahrscheinlich auch die von *Sagittaria sagittifolia* keine Ruheperiode durch-

zumachen, um keimen zu können, sondern ihre Auskeimung kann kurze Zeit nach der Reife im selben Sommer stattfinden, sofern sie in geeignete Standortsbedingungen, d. h. unter Wasser, gelangen. Somit werden wir auch als allgemeine Regel den Satz aufstellen dürfen, dass das Wasser die Auskeimung der Samen befördert, die Trockenheit dagegen sie unterdrückt. Die Samen von *Elisma natans* keimen erst nach winterlicher Ruheperiode, während die Samen der *Caldesia parnassifolia* von mir noch nicht zur Auskeimung gebracht werden konnten. Bei *Echinodorus ranunculoides* können die Samen auf der Mutterpflanze zu Keimlingen sich entwickeln, was dann nicht selten eintritt, wenn Fruchtstände mit ausgereiften Samen unter das Wasser gelangen. Später pflegen sich solche Sämlinge, nachdem sie 2—3 cm lang geworden sind, von der Mutterpflanze abzulösen. Da bei Landformen, deren Fruchtstände stets ausserhalb des Wassers verweilen, solches nie vorkommt, so ist auch in diesem Falle das die Samen umgebende Wasser die Ursache, welche die Samen auf der Pflanze zur Auskeimung gelangen lässt. Diese Eigentümlichkeit reiht *Echinodorus* der Gruppe der „viviparen" Pflanzen ein. Die Viviparie ist nach Goebel (**56**, S. 459) überhaupt eine Eigentümlichkeit, die vor allen Dingen durch den Feuchtigkeitsgrad des Standorts bedingt wird.

Die Keimung vollzieht sich nach dem 6. Monokotylen-Typus von Klebs, wobei die Hauptwurzel wenig oder gar nicht wächst und durch einen Kranz von Wurzelhaaren am Wurzelhals ersetzt wird; der lange fadenförmige Kotyledon wächst als erstes Assimilationsblatt über den Boden. Das Hypokotyl tritt durch seine Verlängerung hervor und wächst abwärts, dabei wird der Haarkranz gebildet, dessen Haare viel länger und dicker sind als die später erscheinenden Wurzelhaare, welche übrigens meist spärlich auftreten. Diese aus dem mehr oder minder angeschwollenen Wurzelhals hervorbrechenden Haare befestigen die Keimpflanze an den schlammigen Boden. Die von den an der Basis des Kotyledon hervortretenden Adventivwurzeln produzierten Wurzelhaare nehmen, wenigstens bei *Alisma plantago* und *Echinodorus ranunculoides*, aus kurzen Oberhautzellen ihren Ursprung, die mit längeren haarlosen abwechseln. Der pfriemenförmige Kotyledon ist grün, bei *Alisma plantago* mit Spaltöffnungen versehen, während diese dem Kotyledon von *Echinodorus ranunculoides* fehlen sollen (**101**, **154**). Ebenso wie ältere Individuen auf die verschiedensten Standortsverhältnisse mit verschiedenartigen Formen reagieren, gilt ein Gleiches auch für die Sämlinge, die das ökologische Verhalten alter Individuen im kleinen repräsentieren. Bei sämtlichen untersuchten Arten folgen auf den Kotyledon — gleichviel ob die Auskeimung unter Wasser oder auf dem Lande statthat — mehrere lineale Primärblätter. Bei submerser Lebensweise können auf die untergetauchten Primärblätter als zweite Generation Schwimmblätter folgen, und auf diese als dritte Blattgeneration emerse Blätter, da wo solche überhaupt gebildet werden. Bei *Alisma graminifolium* produziert auch die Keimlingspflanze niemals Schwimmblätter, auf die linealen submersen Primärblätter folgen sofort emerse Blätter.

Das Optimum für die Gesamtentwicklung der Keimlinge bildet seichtes, etwa 5—12 cm tiefes Wasser. Dabei gelangen sie im späteren Lauf der Entwicklung regelmässig zur Fruktifikation, nur bleiben ihre Blütenstände im Durchschnitt kleiner und kümmerlicher als die älterer Individuen. Je tiefer das Wasser wird, um so ungünstiger gestalten sich die Fruktifikationsverhältnisse. Entsprechend der jeweiligen Wassertiefe machen sich Hemmungsprozesse geltend, und es kann die Pflanze dann auf dem Schwimmblatt- bezw. Wasserblattstadium zurückgehalten werden. Völlig submerse Keimlinge pflegen steril zu bleiben abgesehen von *Alisma graminifolium*, das submerse Blütenstände erzeugen kann. Wird jedoch das Optimum für die Gesamtentwicklung der Sämlinge nach oben zu überschritten und findet ein allmählicher Übergang zum Landleben statt, so erfahren dieselben eine alle Teile betreffende Hemmung. Die Landsämlinge er-

reichen in der Regel nicht die stattliche Entfaltung wie die Landformen älterer Individuen. Gar nicht selten kommen auch Zwergformen von äusserst zierlichem Habitus zu stande, deren Blütenstände auf wenige und bei gewissen Arten (*Alisma graminifolium*, *Echinodorus ranunculoides*, *E. repens*) sogar auf eine einzige Blüte reduziert sein können. (Fig. 325.)

Die vegetative Vermehrung ist eine verschiedenartige. Einmal kann sie durch seitliche Sprossung der Mutterachse erfolgen (so z. B. bei *Alisma*, *Echinodorus*). Zweitens kann sie durch Ausläufer bewerkstelligt werden, die entweder von vornherein als solche vegetative Ausbildung haben, oder aus Umbildung von Blütenständen ihre Entstehung nehmen, so bei *Echinodorus repens* und *Elisma natans*. Drittens kann sie durch besondere Knospen (Turionen) vor sich gehen, die dann die einzigen vegetativen Vermehrungsorgane repräsentieren, so bei *Caldesia parnassifolia*. Endlich kann eine vegetative Vermehrung mit Hilfe von unterirdischen, an Ausläufern entstehenden Stammknollen stattfinden, so nur bei *Sagittaria sagittifolia*. In der Regel tritt die vegetative Vermehrung zugleich mit der fruktifikativen auf, in solchen Fällen, wo die Bildung von Blütenständen durch äussere Bedingungen verhindert wird, ersetzt die vegetative Vermehrung diejenige durch Samen.



Fig. 325. *Alisma graminifolium.* Landkeimling der fa. *pumilum* Nolte.
Der Blütenstand ist auf 2 dreigliedrige Quirle reduziert. Wenig verkleinert. (Nach Glück.)

Die Standortsbedingungen der *Alismaceen* entsprechen einer wechselnden Kombination verschiedener Faktoren und rufen die Bildung der S. 587 genannten Wasser-, Schwimm-, Land- und Seichtwasserformen hervor. Jede Änderung dieser Bedingungen hat zur Folge, dass die Individuen, welche bisher unter andersartigen Verhältnissen lebten, einem Umbildungsprozess unterworfen werden. Da nun, wie ich (18) eingehend gezeigt habe, jede der eben genannten 4 Formen in jede der 3 anderen übergeführt werden kann, so sind im ganzen 12 verschiedene Umbildungsprozesse möglich. Da sie in der freien Natur sich der exakten Beobachtung entziehen, wurden sie von mir vorzugsweise in Kulturversuchen studiert. Die Fig. 326—329 zeigen das Resultat einiger solchen Umbildungsprozesse. Am lehrreichsten sind diejenigen, welche sich auf die Umbildung der Landformen beziehen, und die bei meinen Versuchen sich ergaben, wenn die Landformen der verschiedenen Arten für eine bestimmte Zeit in bestimmte Wassertiefe versetzt wurden. Sie sind in der auf Seite 594 folgenden Tabelle übersichtlich zusammengestellt.

In Berücksichtigung der Tatsache, dass die Bildung von linealen Bandblättern sich in viel weiteren Grenzen bewegt, als die von Spreitenblättern, deren Ausbildung durch die Streckungsfähigkeit der Blattstiele festgelegt ist, ergeben sich aus der Tabelle folgende Schlüsse hinsichtlich der Umbildungsprozesse.

1. Eine Umbildung der Landform in die Schwimm- oder Seichtwasserform geht vor sich, wenn die Wassertiefe einen bestimmten, die Streckungsfähigkeit der Blattstiele nicht überschreitenden Betrag erreicht, und wenn die Pflanze bei ihrer Versenkung ins Wasser über ein hinreichendes Quantum von Reservematerial verfügt, um langgestielte Blätter mit wohl entwickelter Spreite bilden zu können.

2. Eine Umbildung der Landform in die Bandblattform geht vor sich, wenn

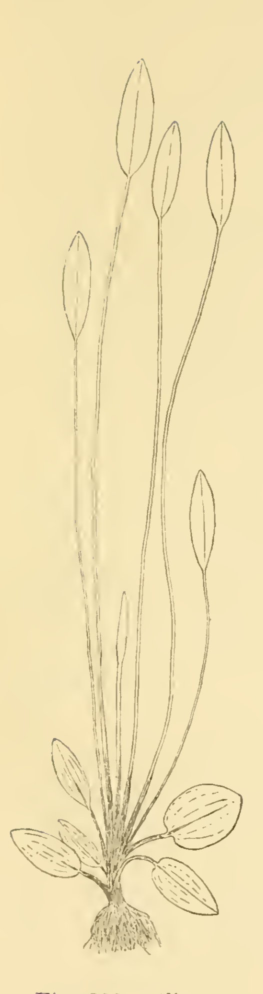


Fig. 326. *Alisma plantago* var. *latifolium.*

Ein in Umbildung begriffener Keimling, der ursprünglich auf dem Lande wuchs, später aber infolge von Versenkung unter das Wasser in die Schwimmblattform mit 3 typischen, langgestielten Schwimmblättern übergegangen ist. Die 2 andern, kürzer gestielten Blätter mit lanzettlicher Spreite sind Übergangsblätter.

ca. 3:8. (Nach Glück.)



Fig. 327. *Alisma plantago* var. *latifolium.*
Landkeimling, der durch Versenken in 40 cm tiefes Wasser in die Bandblattform zurückgeführt wurde. 1:1. (Nach Glück.)

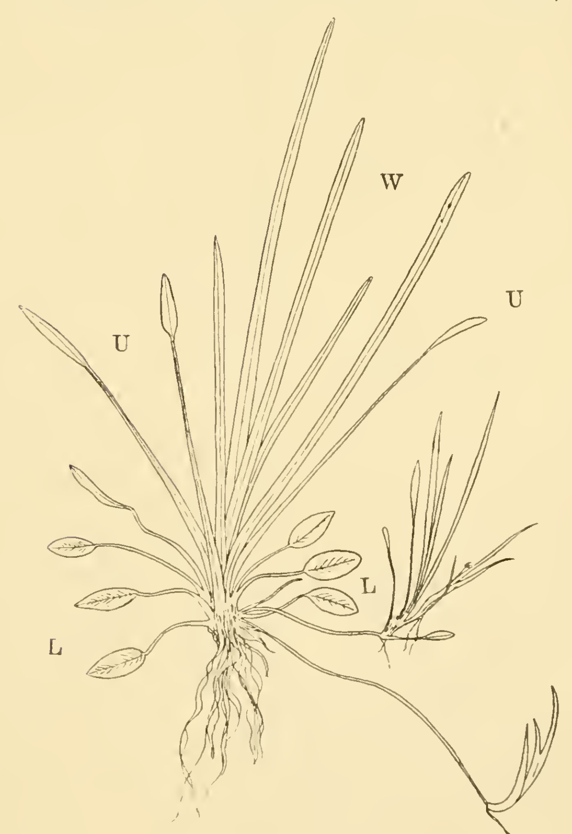


Fig. 328. *Elisma natans.*
Ein Individuum, welches im Begriff steht, aus der Landform in die submerse Bandblattform überzugehen; es war in einer Wassertiefe von 70 cm gehalten worden, L die ehemaligen Luftblätter, U Übergangsblätter, W die neugebildeten Wasserblätter. 1:2. (Nach Glück.)

Übersichts-Tabelle für die mit Landformen angestellten Umbildungsversuche.

Versuchsmaterial		Wassertiefe	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten Schwimmblätter	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten Wasserblätter	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten emersen Blätter
Alisma plantago, Landkeimlinge	ältere	10 cm			3. Juli—3. Aug. 4—5 Blätter
	jüngere	12 cm	7. Aug.—7. Sept. 3—4 Blätter		
		25 cm	1.—20. Juli 2—3 Blätter		
		40 cm		25. Mai—9. Juni 1—4 Blätter	
		40 cm		5.—26. April 6—8 Blätter	
	ältere	40 cm	25. Mai—9. Juni 1—3 Blätter		
	jüngere	70 cm		19. Juni—25. Juli 3—4 Blätter	
	ältere	70 cm		25. Juli—20. Okt. 1—2 Blätter	
	jüngere	80 cm		20. Juli—1. Aug. 1—2 Blätter	
Alisma plantago, ältere Individuen		35 cm			25. Mai—9. Juni 1—3 Blätter
		70 cm	4.—31. Juli 2—3 Blätter		
		150 cm		13. Juli 1900—26. Juni 1901 einige Wasser-Blätter	
		200 cm		21. Juni 1902—19. Mai 1903 1 Blatt	
		200 cm		7. Juni 1902—15. Juli 1903 8 Blätter	
		250 cm		28. März—13. Sept. 2 Blätter	
Sagittaria sagittifolia	jugendliche Land-Sonnenpflanzen	70 cm	27. Mai—8. Juni 2 Blätter		
		80 cm	15.—28. Juni 1 Blatt		
	jugendliche Individuen, die aus Umbildung der Wasserform gewonnen waren	80 cm		3.—24. August 1 Blatt	
		80 cm		4. Aug.—9. Sept. 2—4 Blätter	
	jugendliche Land-Schattenpflanze	80 cm		28. Mai—21. Juni 1—4 Blätter	
	junge, sterile Kümmerformen	80 cm		1.—15. (18.) Juli 2 Blätter	
		80 cm		9. (13.) Juli—2. Aug. 1—2 Blätter	
	jung. Exempl., d. versetzt und dem die Wurzeln z. T. abgeschnitten wurden	80 cm		24. Aug.—24. Sept. 5 Übergangsblätter	

Versuchsmaterial		Wassertiefe	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten Schwimmblätter	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten Wasserblätter	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten emersen Blätter
Echinodorus ranunculoides forma *terrestris*	ältere Individuen, z. T. blühend, z. T. fruktifizierend	8 cm		20. Juli—2. Aug. 1—4 Blätter	
		80 cm		25. Juli—2. Aug. 3–5 Blätter	
	ältere Individuen, Blütenstände in Entwicklung begriffen	20 cm	25. Juni—19. Juli mehrere Blätter		
		80 cm		25. Juni – 19. Juli 2 Blätter	
	ältere, sterile Individuen	40 cm		10. Juni—10. Juli 4—7 Blätter	
	Seichtwasser-Sämlinge, z. T. blühend, z. T. fruchtend	80 cm		10. Juni—4. Juli 1—4 Blätter	
Echinodorus repens forma *terrestris*	junge, sterile Land-Sämlinge	6 cm		30. Juni—13. Juli 1—2 Blätter	
		30 cm		30. Juni—13. Juli 1—2 Blätter	
	ältere Individuen nach dem Fruktifizieren	20 cm		11. Sept.—16. Okt. 4—6 Blätter	
		80 cm		2.—18. Juni 2—3 Blätter	
	ältere, sterile Individuen	80 cm		12.—25. Juli 3—5 Blätter	
Elisma natans forma *terrestre*	ältere Individuen, z. T. blühend, z. T. fruchtend	5 cm	5.—12. August 1 Blatt		
	ältere Individuen nach stattgehabter Fruktifikation	5 cm		11. Sept.—9. Okt. 2—3 Blätter	
		30 cm		11. Sept.—14. Okt. 1—2 Blätter	
	ältere, sterile Individuen	20 cm	1.—13. August 1—3 Blätter		
		70 cm	1.—13. August 3—5 Blätter		
	jüngere, sterile Individuen	20 cm	6.—26. Juni 5–6 Blätter		
		70 cm		2.—18. Juni 3—5 Blätter	
	ältere, noch sterile Individuen	25 cm	20. Juli—1. Aug. 3—5 Blätter		
		80 cm		20. Juli—1. Aug. 3—4 Blätter	
	ältere, sterile Individuen	300 cm		29. Aug.—28. Okt. 6 Blätter	
		400 cm		16. Juni—15. Juli 1—2 Blätter	
	jüngere, sterile Individuen	400 cm		12. Mai—24. Juni 3—5 Blätter	

Versuchsmaterial		Wassertiefe	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten Schwimmblätter	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten Wasserblätter	Versuchsdauer und Zahl der gebildeten emersen Blätter
Alisma graminifolium, sterile Landsämlinge		8 cm			7.—19. Juli 2—4 Blätter
		50 cm		7.—19. Juli 4—6 Blätter	
		80 cm		7.—19. Juli 4—8 Blätter	
Alisma graminifolium forma *terrestre*	jüngere Individuen	10 cm		25. Mai—9. Juni 7—10 Blätter	
	ältere, sterile Individuen	12 cm			23. Juni—10. Juli 2—3 Blätter
	ältere, fruktifizierende Individuen	12 cm		4.—14. Juli 1—2 Blätter	
	jüngere Individuen	40 cm		25. Mai—9. Juni 6—8 Blätter	
	ältere, sterile Individuen	80 cm		28. Mai—21. Juni 3 Blätter	
	desgl.	80 cm		23. Juni—10. Juli 2 Blätter	
	desgl.	80 cm		25. Juni—11. Juli 2—3 Blätter	

die Wassertiefe die Streckungsfähigkeit der Stiele der emersen Blätter übersteigt, oder wenn das in der Pflanze enthaltene Reservematerial so gering ist, dass es zur Bildung langgestielter Spreitenblätter nicht ausreicht. Dabei beschleunigt das Vorhandensein geringer Mengen von Reservestoffen die Umbildung, grössere Mengen jedoch verzögern die Ausbildung der Bandblätter dadurch, dass denselben Übergangsblätter oder Schwimmblätter vorausgeschickt werden. Geringe Mengen von Reservestoffen sind in Pflanzen älterer Rhizome vorhanden, die entweder erst am Anfang ihrer Vegetationsperiode stehen, aber bereits die definitiven Laubblätter gebildet haben, oder die am Ende der Vegetationsperiode angelangt, die Hauptmasse ihres Baumaterials zum Aufbau von Blüten und Früchten verwendet haben; ferner in jungen und noch sterilen Sämlingen; endlich (bei *Sagittaria* beobachtet) auch in Schatten- und Kümmerformen und solchen Individuen, welche verpflanzt oder verletzt worden sind.

Den einzelnen Arten der *Alismaceen* wohnt bei diesen Umbildungsprozessen nicht die gleiche Plastizität inne; *Elisma natans*, in dessen Leben das Wasserblattstadium wegen der weitgehenden Anpassung der Pflanze an das Wasserleben eine sehr wichtige Rolle spielt, steht in dieser Hinsicht obenan; weniger plastisch ist *Sagittaria sagittifolia*, deren Wasserblattstadium normaler Weise sich auf den Frühling beschränkt: weitaus die geringste Plastizität besitzt *Alisma plantago*, bei der unter normalen Verhältnissen die Bildung linealer Blätter nur im Keimlingszustande eintritt.

Wie die Umbildung der Landformen, so ist auch die der übrigen Standortsformen zunächst von der Wassertiefe und ferner von den der Pflanze eigenen Reservestoffen abhängig.

Aus dieser Darstellung ergibt sich, dass die Ausbildung der verschiedenen Standortsformen das Ergebnis mannigfacher gestaltbildenden Faktoren ist,

deren Trennung zum Zweck der Erkenntnis ihrer Wirksamkeit erforderlich erscheint. Als inneren Faktor haben wir bereits den Ernährungszustand der Pflanze kennen gelernt, oder genauer ausgedrückt, die ihr jeweilen zur Verfügung stehende Menge von Reservestoffen: ein geringes Quantum von solchen begünstigt die Entwicklung von Bandblättern, ein grosses die von Spreitenblättern. Die äusseren Faktoren werden durch die Beschaffenheit des umgebenden Mediums bestimmt und sind: das Wasser als solches, der Wasserdruck, die mechanische, durch Wasserbewegung erzeugte Zugwirkung, die Luftzufuhr, die Lichtzufuhr, die Temperatur und sonstige von aussen her einwirkende Momente.

Ein Einfluss des Wassers an sich als eines gestaltbildenden Faktors kann nicht in Abrede gestellt werden, wenn man berücksichtigt, dass die Wasser- und Sumpfgewächse an die innige Berührung mit dem Wasser angepasst sind. Auch lässt sich experimentell feststellen, dass der das Wachstum solcher Pflanzen fördernde Reiz des Wassers durch keine Kombination anderer Faktoren, wie Licht, Temperatur u. s. w. ersetzt werden kann: niemals wird es gelingen, etwa eine Bandblattform einer *Alismacee* ausserhalb des Wassers zu einer so stattlichen Entwicklung zu bringen, wie das unter Wasser der Fall ist. So repräsentieren denn — in ökologischer, nicht in morphologischer Hinsicht — die Wasserblätter tatsächlich Anpassungsformen an das Wasser.

Die Wassertiefe, in der eine Pflanze sich befindet, entspricht einer Kombination von Faktoren, deren wichtigster der mit zunehmender Tiefe proportional wachsende Wasserdruck ist. Aus dem Gesamtverhalten der *Alismaceen* ist zu ersehen, dass der tiefsten Wasserzone die Wasserblattbildung, einer mittleren die Schwimmblattbildung, der obersten die Bildung von emersen Blättern angehört, und es ist daher anzunehmen, dass die drei Druckzonen, welche diesen Wasserzonen entsprechen, die Ausbildung der dreierlei Blattorgane mit bedingen.

Mechanische Zugwirkung, welche durch fliessendes Wasser zur Geltung kommt, spielt eine nur nebensächliche Rolle. Die Anpassung an solche Zugwirkung äussert sich hauptsächlich in einer Vergrösserung aller im Wasser flutenden Organe. Die im strömenden Wasser wachsenden Bandblätter zeigen abgesehen von ihrer Grösse häufig noch spiralige Windungen, die in erster Linie offenbar dadurch zustande kommen, dass infolge der Zugwirkung die Randpartien des Blattes schneller wachsen, wie die mittleren Blattteile. Neben dieser Zugwirkung scheint auch die wirbelnde Bewegung des Wassers am Zustandekommen spiralig gedrehter Blätter mit beteiligt zu sein. Anpassung an mechanische Zugwirkung zeigen *Elisma natans*, *Sagittaria sagittifolia* und *Alisma graminifolium*, die im stehenden und fliessenden Wasser zu leben vermögen.

Die Luft umspült beim Landaufenthalt die Pflanze vollständig, während ihr bei untergetauchter Lebensweise nur eine kleine Menge im Wasser gelöster Luft zur Verfügung steht, die prozentisch etwas anders zusammengesetzt ist als die atmosphärische Luft, und deren Quantum von den oberen nach den tieferen Wasserschichten beständig abnimmt. Die Oberflächenvergrösserung, welche die submersen Blätter im Vergleich mit den äquivalenten Luftblättern stets aufweisen, steht gewiss mit dem Bedürfnis der Pflanze im Zusammenhang, durch Vergrösserung ihrer mit dem Wasser in Berührung stehenden Fläche eine ausgiebige Ausnützung der im Wasser gelösten Luft zu erreichen. Auch der anatomische Bau zeigt, dass die Wasserblätter dem geringsten, die Luftblätter dem bedeutendsten Luftbedürfnis angepasst sind; für die emersen Blätter trifft dies, entsprechend der Lage ihrer Spreiten in der Luft wiederum in höherem Masse zu als für die Schwimmblätter, beide nehmen im übrigen eine Mittelstellung zwischen Wasser- und Luftblättern ein.

Das Licht spielt als gestaltbildender Faktor eine besonders wichtige Rolle. Soweit es den submersen Pflanzenorganen zugeführt wird, erleidet es eine Ab-

schwächung durch die Absorption des Wassers, die einerseits proportional mit der Tiefe des Wassers wächst, andererseits durch die im Wasser suspendierten kleinen Körperchen organischer und unorganischer Natur erheblich beeinflusst wird; auch durch die Beschaffenheit der Ufer, sowie des Grundes einer Wasseransammlung wird die Lichtzufuhr zu den submersen Pflanzen modifiziert. Die gestaltbildende Wirkung des Lichtes wurde von mir in einer Reihe von Versuchen und Beobachtungen studiert (18, S. 270—278), deren hauptsächlichste Ergebnisse die folgenden sind. Vollkommener Lichtabschluss lässt die Bildung von Bandblättern eine Zeit lang fortdauern, übt aber allmählich eine hemmende Wirkung auf sie aus und bringt sie endlich zum Absterben; ferner bewirkt Lichtabschluss eine Vergrösserung der ursprünglichen Blattfläche, wie sie bei direkter Lichtzufuhr nicht stattgefunden hätte, und übt auf die Entwicklung der Spreitenblätter nach einiger Zeit einen hemmenden Einfluss aus, sodass an Bandblattformen im Dunklen keine oder fast keine Spreitenblätter gebildet werden. Pflanzen, welche schon Spreitenblätter besitzen, können durch Lichtabschluss zur Rückkehr in die Bandblattform veranlasst werden, wenn sie wenig Reservestoffe enthalten; bei reichlichem Vorrat von solchen gelingt die Umbildung nicht oder nur unvollkommen. Endlich unterdrückt der Lichtabschluss jegliche Blüten- und Fruchtbildung. Aussergewöhnlich herabgesetzte Lichtzufuhr führt stets zu einer Vergrösserung der Blattfläche sowohl bei Band-, wie bei Spreitenblättern; unterhalb eines gewissen Lichtminimums kann die Spreitenblattbildung reduziert bezw. unterdrückt werden, und auch eine Unterdrückung der Blütenbildung findet alsdann statt.

In Rücksicht auf das Verhalten der *Alismaceen* bei verminderter oder ganz abgeschnittener Lichtzufuhr und auf die den verschiedenen Standortsformen zukommenden Lichtmengen, kann man 4 übereinander liegende Lichtzonen unterscheiden, denen zugleich die 4 wichtigsten, früher genannten Standortsformen, die Wasser-, Schwimm-, Seichtwasser- und Landform entsprechen. Der geringsten Lichtzufuhr sind somit die ganz submersen Wasserformen angepasst, deren Lichtbedürfnis dem typischer Schattenpflanzen vergleichbar ist; während die Schwimm-, Seichtwasser- und Landformen einer schrittweise zunehmenden Lichtintensität angepasst sind.

Die Temperatur tritt gegenüber den vorher genannten gestaltbildenden Faktoren an Bedeutung sehr zurück; weder spielt sie bei den Umbildungsprozessen eine ausschlaggebende Rolle, noch gelingt es z. B., submerse Formen während der Wintermonate durch künstlich erhöhte Wassertemperatur zur Bildung von Spreitenblättern zu veranlassen (18, S. 65, 82, 94 ff., 145 ff., 151 f., 195). Trotzdem ist neben anderen Bedingungen offenbar auch eine gewisse Höhe der Temperatur zur Ausbildung von Spreitenblättern erforderlich, während die Bandblätter im allgemeinen niederen Temperaturen angepasst sind und auch ihre Entwicklung durch Temperaturerniedrigung begünstigt wird.

Ausser den bisher genannten Faktoren können auch noch mancherlei andere äussere Einflüsse, wie Misshandlung, Verletzung, auch blosse Übertragung an einen neuen Standort, umbildende Wirkungen, insbesondere Rückkehr zur Bandblattbildung, auslösen.

Die Überwinterung der genannten *Alismaceen* geschieht zum Teil mit Hilfe von Samen, die sowohl innerhalb wie ausserhalb des Wassers überwinterungsfähig sind, zum Teil durch vegetative Organe, wie Rhizome, Knollen, Turionen und Blattorgane. Diese zeigen bei den einzelnen Standortsformen, entsprechend ihrer Widerstandsfähigkeit gegen niedere Temperaturen und entsprechend der Wassertiefe des Standortes, viele Verschiedenheiten. Die Luftblätter der Landformen sind im Freien nicht überwinterungsfähig; bei *Echinodorus ranunculoides*

gelang die Überwinterung im frostfreien Kalthaus, bei *Elisma natans* nicht. Von den Rhizomen der Landformen sind die von *Alisma plantago* und *A. graminifolium*, die im botanischen Garten den Winter regelmässig überdauerten, am widerstandsfähigsten, die von *Elisma* und *Echinodorus* bleiben im Freien nur ausnahmsweise am Leben, die von *Sagittaria* und *Caldesia* pflegen bereits im Spätherbst nach der Fruktifikation abzusterben. Bei Schwimm- und Seichtwasserformen können die Schwimmblätter und emersen Blätter nicht überwintern; die Seichtwasserformen der beiden *Alisma*-Arten sterben mit Eintritt der kalten Jahreszeit bis auf das Rhizom ab, welches bei jeder Wassertiefe überwinterungsfähig ist; *Echinodorus* und *Elisma* gehen zur Überwinterung in die submerse Form über. Diese führt während des Winters, solange kein Einfrieren erfolgt, sogar die Vegetation der Pflanzen, wenn auch nur langsam und stossweise, fort. *Alisma plantago* und *A. graminifolium* bilden nur ausnahmsweise überwinterungsfähige Wasserformen, nämlich als submerse, mit Bandblättern versehene Keimlinge, die erst spät im Sommer zur Entwicklung kamen. Für *Sagittaria* bilden die Knollen, für *Caldesia* die Turionen die einzigen vegetativen Überwinterungsorgane aller Standortsformen; sie können sowohl in feuchter Erde, wie auch unter Wasser den Winter überdauern.

Die Blüten charakterisieren sich bei allen Arten durch die Augenfälligkeit ihrer Blütenhüllen, die Struktur der Staubblätter und Narben und durch die Beschaffenheit der Pollenkörner als entomogam und empfangen auch in der Tat ausreichende Insektenbesuche.

Die aus dem Gynaeceum sich entwickelnden Früchte sind zusammengesetzt, die Teilfrüchte trockne, einsamige Schliessfrüchtchen, welche in mehr oder weniger vollkommener Weise der hydrochoren Verbreitung und dem epizoischen Transport durch Wassertiere angepasst erscheinen. Die kleinen Samen sind endospermlos, sie besitzen eine dünne Samenschale und als Samenkern einen hufeisenförmig gekrümmten Embryo.

Gruppe I.

1. Alisma plantago Michal., Froschlöffel. 2. Sagittaria sagittifolia L., Pfeilkraut. 3. Echinodorus ranunculoides Engelm.

Die erste Gruppe der *Alismaceen*, die hier zu besprechen ist, zeichnet sich durch das emerse Blatt aus. Es sind also die sogenannten Seichtwasserformen die häufigsten und verbreitetsten Formen dieser Gruppe; ausserdem werden auch Landformen hervorgebracht, die eine Reduktion der ersteren darstellen, ferner submerse Wasserformen, für welche lineale Bandblätter charakteristisch sind. Nur bei *Alisma plantago* kommen keine eigentlichen Bandblattformen vor, die denen der übrigen Arten an die Seite gesetzt werden könnten; Bandblattbildung ist hier normaler Weise auf den Keimling beschränkt.

Alisma plantago Mich.

ist eine äusserst variable Pflanze, bei der man in unserem Florengebiet in der Regel eine var. *latifolium*, eine var. *lanceolatum* und eine var. *graminifolium* zu unterscheiden pflegt; verschiedene Autoren wollen die letzgenannte Varietät auch als besondere Art aufgefasst wissen [1]).

Mit Rücksicht auf die vielen von mir angestellten Kulturversuche muss eine strenge Scheidung des *Alisma plantago* (L.) und des *A. graminifolium* Ehrh.

---

[1]) Das Nähere über die bezüglichen verschiedenartigen Ansichten möge man in meiner Abhandlung 18, Seite 1—5 nachsehen.

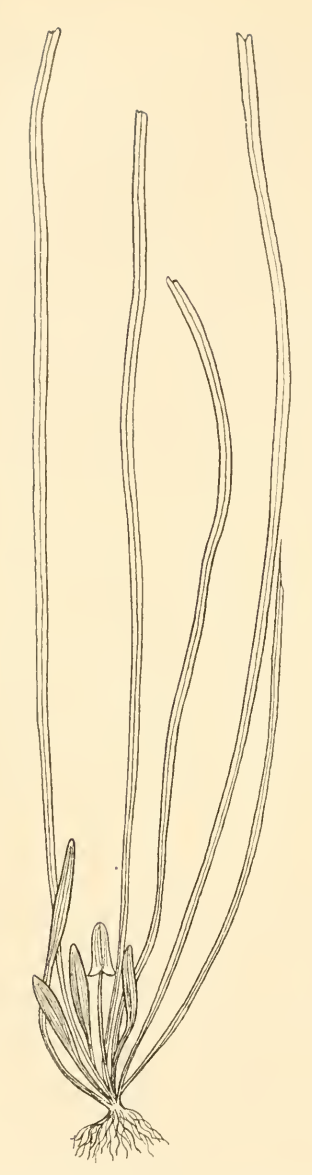


Fig. 329. *Sagittaria sagittifolia.*

Die Form vallisneriifolia im Begriff, sich in die fa. terrestris umzubilden. Von der Bandblattform sind noch 4 lange Wasserblätter, aber nur als Bruchstücke, vorhanden; auf sie folgen 4 kurze, lanzettliche Übergangsblätter, von denen das erste und längste untergetaucht war, während sich 3 andere in die Luft erhoben; das letzte Blatt ist das erste pfeilförmige Luftblatt. Die Pflanze war mit dem submersen Vegetationspunkt dicht unter dem Wasserspiegel gehalten worden. 1:7.
(Nach Glück.)

Fig. 330. *Alisma plantago.*
Verschiedene Formen der emersen Blätter.

a—c bezieht sich auf die var. latifolium forma aquaticum, d—f auf die var. lanceolatum forma aquaticum. Die zwei grossblättrigen Formen c und d entstammen einem schattigen Standort. ca. 1 : 5.
(Nach Glück.)

vorgenommen werden. Beide Arten stehen sich in systematischer Hinsicht ausserordentlich nahe, die einzigen durchgreifenden Unterscheidungsmerkmale beziehen sich lediglich auf die Blüten- und Fruchtbildung. Die Blüte von *A. plantago* besitzt nämlich stets Karpelle, die einen feinen graden Griffel haben, der etwa ebenso lang ist wie das Karpell selbst (Fig. 331 B); bei *A. graminifolium* dagegen sind die Griffel stets kürzer als das Karpell und ausserdem auch noch hakenförmig nach aussen gekrümmt. (Fig. 331 A.) Die Teilfrüchtchen zeigen bei *A. plantago* auf dem Rücken der grossen Mehrzahl nach nur eine, bei *A. graminifolium* jedoch der Mehrzahl nach zwei Furchen.

In ökologischer Hinsicht dagegen existieren zwischen *Alisma plantago* und *A. graminifolium* fundamentale Unterschiede. Bei *A. plantago* spielen die emersen Blätter und die Luftblätter die weitaus wichtigste Rolle; es ist niemals im stande, blühende Bandblattformen von stattlichem Habitus zu bilden, wie das *A. graminifolium* tut. Dagegen ist *A. plantago* im Gegensatz zu *A. graminifolium* ausgezeichnet durch die Bildung von Schwimmblättern, die sowohl bei alten Individuen als auch bei Sämlingen entstehen, wenn zumeist auch nur als Durchgangsstation. Fig. 332 veranschaulicht diese Differenzen an zwei Sämlingen, die unter gleichen äusseren Existenzbedingungen kultiviert wurden. Bei *A. graminifolium* spielen die linealen Wasserblätter die wichtigste Rolle als Assimilationsorgane. Die Bandblattformen, die regelmässig zur Blüte gelangen, besitzen weitaus die grösste Verbreitung. Neben den submersen Formen gibt es allerdings auch noch Seichtwasser- und Landformen, für welche emerse Blätter bezw. Luftblätter charakteristisch sind. Solche Formen haben zu zahlreichen Verwechslungen mit ganz ähnlichen des *A. plantago* geführt und sind im sterilen Zustand nicht immer mit Sicherheit zu



Fig. 332. Keimlinge von *Alisma*, in 10 cm tiefem Wasser kultiviert.
a) A. plantago var. latifolium, mit submersen, rosettenartig ausgebreiteten Bandblättern, einem Übergangsblatt (rechts) und 2 entwickelten Schwimmblättern. b) A. graminifolium; die Pflanze trägt nur lange lineale, oben stumpfe Wasserblätter. 1:1. (Nach Glück.)

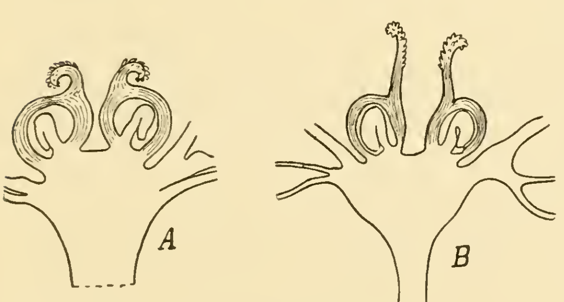


Fig. 331. Blüten-Längsschnitte von *Alisma*.
A. A. graminifolium fa. terrestre. B. A. plantago var. latifolium fa. terrestre. 10:1. (Nach Glück.)

erkennen. *A. graminifolium* bildet an keinem Standort und in keinem Entwicklungsstadium Schwimmblätter.

Schliesslich sei noch ein Unterschied hinsichtlich der Rhizome beider *Alisma*-Arten hervorgehoben. *A. plantago* besitzt ein knolliges, oft nahezu kugeliges Rhizom, das auch ähnlich gestaltete Seitenachsen bilden kann; bei *A. graminifolium* dagegen pflegt das Rhizom zylindrisch zu sein, und kann auch zylindrische Seitenäste bilden. Die Seitenachsen können sich natürlich bei beiden von der Mutterachse später isolieren und zu selbständigen Individuen werden.

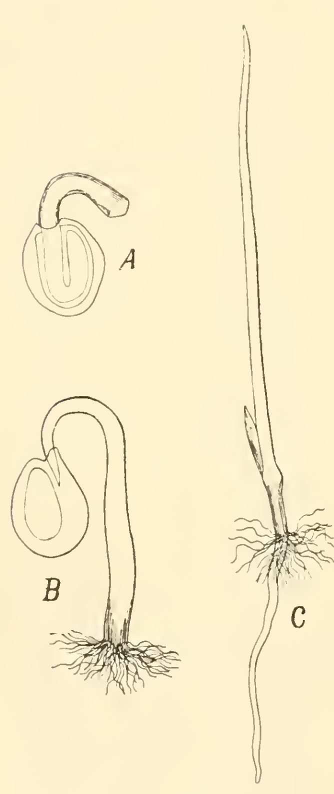


Fig. 333. *Alisma plantago*, Keimung.
A Hervortreten des Hypokotyls aus der Teilfrucht, 8:1. B am Grunde des verlängerten Hypokotyls hat sich ein Kranz von Wurzelhaaren entwickelt, 8:1. C Keimling mit Hauptwurzel und am Grunde des Kotyledons hervorgewachsenem ersten Laubblatt, 4:1. (Nach Lubbock.)

Wie bei allen zu dieser Gruppe gehörigen *Alismaceen*, so ist auch für *Alisma plantago* (L.) Michal. die Seichtwasserform charakteristisch. Die Pflanze siedelt sich in der Regel in 10—30, selten in 50—60 cm tiefem Wasser an.

Die Auskeimung der Teilfrüchtchen von *A. plantago* kann bald in demselben Sommer, in dem sie sich ausgebildet haben, noch vor sich gehen (18), bald erst nach längerer Ruheperiode. K. Dorph-Petersen[1]) fand, dass im Sommer geerntete Teilfrüchte erst im Sommer des übernächsten Jahres zu keimen begannen, und dass in den folgenden Frühjahren und Sommern bis zum 7. Jahr wiederholte Keimungen stattfanden. Die Keimung selbst, welche im allgemeinen in der S. 591 geschilderten Weise verläuft, ist von Lubbock (**125**) beschrieben worden (Fig. 333). Die unter Wasser auf den Boden gesunkenen Teilfrüchte keimten in 3 Tagen mit dem Hervortreten des an seinem unteren Ende abgestumpften und dort mit einem verdickten Rande versehenen Hypokotyls. Nach weiteren 3 Tagen bricht aus diesem Rande der Haarkranz hervor, dann wächst die Spitze des Kotyledon aus der Fruchtwand heraus und der Kotyledon verlängert sich. Die Hauptwurzel beginnt erst 5—6 Tage nach der Keimung zu wachsen, und wieder nach etwa 6 Tagen besitzt sie reichliche Wurzelhaare; ungefähr um diese Zeit kommen am untersten Knoten Adventivwurzeln zum Vorschein und das erste Laubblatt ist aus dem Spalt am Grunde des Kotyledon herausgewachsen, während letzterer sein Wachstum eingestellt hat.

Die Bandblätter der Keimpflanze zeigen keine, oder wenigstens keine deutliche Differenzierung in Stiel und Spreite, nur die später sich entwickelnden lassen eine Andeutung davon erkennen, indem der untere Teil des Blattes oberhalb der Scheide schmäler und dicker ist, als der obere, sehr dünne. In ihrem Innern enthalten diese Blätter Luftkammern, welche durch Längs- und Querwände abgeteilt sind, und sowohl an der Oberseite, wie an der Unterseite des Blattes unmittelbar an die Epidermis angrenzen; Spaltöffnungen besitzen die Bandblätter gar nicht oder nur wenige (154). Sie haben 3, die 3 Gefässbündel begleitende, an der Spitze des Blattes zusammenmündende Milchsaftgänge.

[1]) Aarsberetning fra Dansk Frökontrol. 35. arbejdsaar 1905—1906. Kopenhagen 1906.

Die erwachsene Pflanze besitzt am Grunde eine senkrecht oder schräg stehende, kugelige oder verkehrt-eiförmige knollenartige Grundachse (Fig. 334), die bis 5 cm lang und 4 cm dick werden kann, und mit zahlreichen, aber nicht besonders langen Adventivwurzeln ausgestattet ist. Nach Hervorbringung einer grösseren oder geringeren Anzahl von rosettenförmig gestellten Laubblättern geht die Knolle in einen kräftigen blütentragenden Schaft über; alle Laubblätter können Achselknospen tragen, die mit einem dünnen, dorsalen Vorblatt beginnen. Die oberste Blattknospe ist die kräftigste, die übrigen nehmen nach unten zu an Grösse ab und in den alleruntersten Blattwinkeln kommen oft gar keine mehr zur Entwicklung. Bei einigermassen kräftigen Exemplaren bildet die oberste Knospe, die Kraftknospe, oft schon in dem Jahr des Blühens des Muttersprosses sowohl eine Blattrosette wie einen Blütenstand; auch die Kraftknospe dieses Seitensprosses kann sich in demselben Sommer entwickeln, und sogar ein Seitenspross 3. Ordnung kann, wenn auch selten, zur Entwicklung kommen, aber dieser blüht wohl niemals vor dem zweiten Jahre. Auch einzelne von den obersten Vermehrungsknospen können bei kräftigen Pflanzen im Blütenjahr des Muttersprosses einige wenige Laubblätter bilden. Die Kraftknospe (Fig. 334 bei II) ist die eigentliche Verjüngungsknospe der Pflanze; die weniger kräftigen, tiefer stehenden Knospen sind Vermehrungsknospen, die beim Absterben des Muttersprosses rasch frei werden und neuen Individuen den Ursprung geben, worin eine der Ursachen des gruppenweisen Vorkommens dieser Art liegt. Die Knollen leben in der Regel nur ein Jahr, und im Herbst sind sie an Reservestoffen ganz erschöpft und zusammengefallen. Die neue Knolle ist mit Stärke angefüllt und von Gefässbündeln und sehr reichlichen Milchsaft führenden Gängen durchzogen; solche Milchsaftgänge finden sich auch im Stengel und in den Blättern. Es sind nach den Untersuchungen von Frank (17) interzellulare Kanäle, welche von einer Schicht inhaltarmer und zartwandiger Zellen umgeben werden. In der Knolle durchziehen sie das Parenchym und bilden unabhängig von den Gefässbündeln ein nach allen Richtungen verzweigtes Netz (35). In den Blattachseln sitzt ein Kreis von zahlreichen intravaginalen Schuppen, welche frühzeitig angelegt werden, schnell wachsen und verhältnismässig lang werden, sodass sie in den jungen Knospen die jüngeren Blattanlagen überragen und einschliessen; sie bestehen (34) aus zwei Zellenlagen, deren Aussenwände sich zeitig zu Schleim umbilden, dieser fliesst, indem die Kutikula zerrissen wird, heraus, hüllt die jungen Blätter ein und schützt sie vor direkter Berührung mit dem Wasser (154).

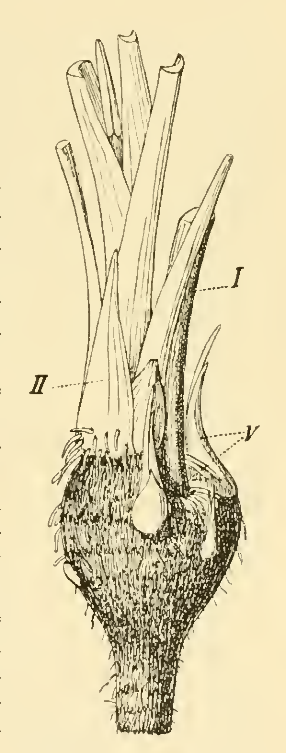


Fig. 334. *Alisma plantago.* Die knollenförmige Grundachse im Frühjahr; I der Blütenstengel des vorigen Jahres; II Kraftknospe, deren Blätter sich zu entfalten beginnen, und von deren Grund neue Wurzeln entspringen; V Vermehrungsknospen. 1:1. (Nach Raunkiaer.)

Seichtwasserformen: *A. plantago* var. *latifolium* fa. *aquaticum* Glück und var. *lanceolatum* fa. *aquaticum* Glück. Die Entwicklung des unter Wasser befindlichen Rhizoms beginnt im Frühling mit einigen Primärblättern, die jedoch nie bandförmig sind[1]). Sie besitzen stets einen langen Stiel, der im Querschnitt halbkreisförmig ist, und oben mit einer rudimentären lanzettlichen Lamina

[1]) Selbstverständlich sehe ich hier von den Keimlingen der Pflanze ab.

von undurchsichtiger Beschaffenheit endigt. Auf diese submers bleibenden Primärblätter pflegen ein oder einige langstielige Schwimmblätter zu folgen, deren auf dem Wasserspiegel schwimmende Lamina länglich, nach oben zugespitzt und an der Basis abgerundet (Fig. 335) ist. Diese Schwimmblätter bilden jedoch zumeist ein rasch vergängliches Durchgangsstadium. Auf sie folgen vertikal stehende, emerse Blätter, welche die definitive Blattform repräsentieren und von denen 2—6 vorhanden sein können. Sie erreichen eine Gesamtlänge von 12—92 cm, während die vertikale Spreite 3—26 cm lang und 1,3—10,5 cm breit wird.

Die Varietäten des *A. plantago* lassen sich, wie schon oben bemerkt, im allgemeinen auf zwei gut unterscheidbare Formen, die var. *latifolium* Kunth und die var. *lanceolatum* Schultz zurückführen, zwischen denen es allerdings auch vermittelnde Bindeglieder gibt. Die Lamina des emersen Blattes ist bei var. *latifolium* eiförmig, an der Basis abgerundet und nach oben zugespitzt, bei var. *lanceolatum* lanzettlich und nach beiden Seiten hin ziemlich gleichmässig zugespitzt. Die emersen Blätter pflegen im allgemeinen grössere, besonders breitere Blattspreiten zu haben als die Schwimmblätter (Fig. 330).

Die emersen Blätter werden in der Regel von 5—7 Längsnerven durchzogen, besitzen beiderseits Spaltöffnungen und führen Chlorophyllkörner in den Epidermiszellen; an der Oberseite liegt eine dichte Schicht von Palissadenzellen, an der Unterseite ein 5—6 Zellenlagen mächtiges, sehr lockeres Chlorophyllgewebe. In die Blattspitze zieht sich ein Gefässbündel bis zur Epidermis hinein, welche an dieser Stelle plötzlich verschwindet, sodass sich dort eine kleine Vertiefung bildet, in der das blossgelegte Gefäss hervorsteht. Hier wird Wasser ausgeschieden, und des Morgens sieht man fast immer einen Wassertropfen auf der Blattspitze sitzen (154). Aus der Grundachse treten die Milchsaftgänge in den Blattstiel ein, in dessen lakunösem Gewebe zahlreiche kleine Gefässbündel peripherisch angeordnet und ausserdem 5 in einem Bogen stehende in der Mitte verlaufen. Auswärts von jedem peripherischen Bündel liegt ein Milchsaftgang, je ein weiterer alterniert mit zweien dieser Bündel und liegt dicht unter der Epidermis; endlich liegen Gänge in den Parenchymplatten, welche die Luftlücken in der Umgebung der inneren Gefässbündel voneinander trennen. In der Blattspreite verlaufen die Milchsaftgänge unmittelbar unter den Epidermen der Ober- und Unterseite, ihre Hauptstämme begleiten die Hauptgefässbündel und ihre sehr reichen Verästelungen bilden miteinander ein geschlossenes, von den Maschen der Gefässbündel unabhängiges Netz [1]). In jungen, noch nicht ausgewachsenen Blättern ist in diesen Gängen ziemlich reichlicher Milchsaft enthalten, in älteren oder gar ausgewachsenen ist er spärlich (17).



Fig. 335. *Alisma plantago.* Zwei Schwimmblattspreiten der var. latifolium fa. aquaticum. 1:2. (Nach Glück.)

S c h w i m m f o r m e n. Wird das Wachstums-Optimum nach unten zu überschritten, und wird die Wassertiefe allmählich grösser, so findet eine zunehmende Streckung der Blattstiele der emersen Blätter statt, doch werden diese allmählich spärlicher, während gleichzeitig die Schwimmblattbildung immer mehr in den Vordergrund tritt. Innerhalb einer bestimmten Wasser-

[1]) De Bary, A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877. S. 458.

tiefe kann *A. plantago* sogar ganz auf dem Schwimmblattstadium stehen bleiben, und es bilden dann die Schwimmblätter die einzigen Assimilationsorgane der Pflanze. (Fig. 335.) Sie erreichen eine Länge von 35—199 cm, ihre Lamina wird 3—12 cm lang und 0,9—3,4 cm breit, wobei die Blattoberseite dunkelgrün und glänzend, dagegen die Unterseite heller und matt ist[1]).

Mit zunehmender Wassertiefe geht aber auch gleichzeitig eine Veränderung der Blütenstände vor sich, so lange sie noch nicht durch zu grosse Wassertiefe ganz unterdrückt werden. Der Stiel der Blütenrispe erfährt mit zunehmender Wassertiefe zunächst eine Streckung, die bis zu einer gewissen Grenze reicht; wobei jedoch gleichzeitig die Rispe selbst an Umfang stetig abnimmt, da eine Ausbildung von Blüten unter Wasser nicht möglich ist. Mitunter kommt es bei solchen Blütenständen auch vor, dass die untersten Hochblätter des Blütenstandes wohl ausgebildet sind, aber keine Blütenäste mehr erzeugen können, da sie vom Wasser umspült blieben. Auch Raunkiaer (154) und H. Schenck (163) beobachteten die Unterdrückung der Blütenstände in zu tiefem Wasser: es werden wohl Blütenstände angelegt, aber sie bleiben unentwickelt am Blattgrunde sitzen. Die Ursache dieser Verkümmerung sieht Raunkiaer darin, dass die Pflanze unter so ungünstigen und abnormen äusseren Verhältnissen gezwungen ist, alle ihre Assimilationsprodukte zur Bildung der langen Blätter aufzubrauchen.

Die vielen von mir im tiefen Wasser von 150—250 cm angestellten Kulturversuche (18) mit *A. plantago* zeigten, dass unter diesen Umständen die Pflanze zunächst eine Reihe „Schwimmblätter" bildet, die mit ihrer Spreite den Wasserspiegel nicht mehr erreichen konnten. Auf die „Schwimmblätter" folgten dann einige Übergangsblätter mit mehr oder minder reduzierter Spreite, bis schliesslich Bandblätter zum Vorschein kamen. Der Rückschlag zur Bandblattform ist hier als die Folge des ungünstigen Standorts zu betrachten. Die Pflanze hat, so lange sie noch im Rhizom das nötige Reservematerial aufgespeichert enthielt, Schwimmblätter bilden können, die allerdings nicht mehr den Wasserspiegel erreichen konnten; sowie aber das Reservematerial auf ein bestimmtes Minimum herabgesunken war, trat die Bildung linealer Wasserblätter ein[2]). Die so entstandenen Bandblattformen sind jedoch Kümmerformen, die von den submersen Bandblattformen des *A. graminifolium* sich durch ihre geringere Grösse und Blattzahl und durch das Fehlen von Blütenständen unterscheiden. Mit diesen und allen sonstigen von mir angestellten Kulturversuchen mit *A. plantago* ist der definitive Nachweis erbracht, dass *A. plantago* und *A. graminifolium* zwei gänzlich verschiedene Spezies sind, die nie ineinander übergeleitet werden können. Damit ist die alte Streitfrage nach der Speziesumgrenzung des *A. plantago* und *A. graminifolium* endgiltig entschieden.

---

[1]) Die stattlichsten Schwimmpflanzen von *A. plantago*, die ich bis jetzt überhaupt kennen gelernt habe, beobachtete ich isoliert zwischen zahlreichen anderen Wasserpflanzen in dem sog. Glschei-Wasser, einem träge fliessenden Gewässer bei Diersheim, unfern von Strassburg (am 23. Aug. 1906). Jedes Individuum war steril, und trug nur 4—5 sehr lange Schwimmblätter, neben denen noch einige submerse Übergangsblätter mit ziemlich zarter und schmal lanzettlicher Spreite vorhanden waren. Die Schwimmblätter konnten mit ihrer Spreite nicht oder kaum mehr den Wasserspiegel erreichen. Ihre Gesamtlänge betrug (156) 168—199 cm; der Blattstiel war in der Mitte 1,8—3 mm dick und halb stielrund. Die Schwimmblattspreite war (7,5) 8—10,3 cm lang und 2—2,7 cm breit. Die besagten Übergangsblätter hatten eine lanzettliche Spreite von zarter Beschaffenheit und 7,2—11,5 cm Länge bei 0,6—1,2 cm Breite.

[2]) Die stattlichste Bandblattform von *A. plantago*, die ich auf diesem Wege in der Kultur gewonnen habe, trug 8 lineale Bandblätter von 30—37 cm Länge und 5—7,5 mm Breite Das betr. Exemplar war vom 7. Juni 1902 bis 15. Juli 1903 in 200 cm tiefem Wasser kultiviert worden.

Wird nun das Wachstumsoptimum von *A. plantago* nach oben zu überschritten, so findet auch da eine stets zunehmende Reduktion der vegetativen und fruktifikativen Teile statt. Blätter und Blütenstände werden Schritt für Schritt kürzer und auch die Blütenrispe selbst nimmt an Umfang ab. Die Reduktion erreicht natürlich dann ihren Höhepunkt, wenn die Pflanze ausserhalb des Wassers ihre Existenz führen muss. So entstehen dann die

Landformen: a) *A. plantago* var. *latifolium* f. *terrestre* Glück, b) *A. plantago* var. *lanceolatum* f. *terrestre* Glück. Erstere Form besitzt breiteiförmige Blätter, die nach oben zugespitzt sind, und deren Spreitenbasis einen kleinen, aber deutlichen herzförmigen Einschnitt erkennen lässt (Fig. 336 d). Es ist das ein recht auffälliges Merkmal, das die Luftblätter im Gegensatz zu den Schwimmblättern, abgesehen von ihrer stark verbreiterten Lamina, ganz besonders auszeichnet. *A. p.* var. *lanceolatum* f. *terrestre* dagegen besitzt gestielte Blätter mit nur schmaler, länglicher oder lanzettlicher Spreite, die bald nach oben und unten lang zugespitzt, bald nur nach oben zugespitzt ist. Die Blattentwicklung der Landformen von *A. plantago* wird ebenso wie beim Aufenthalt unter Wasser eingeleitet durch Primärblätter, die den oben geschilderten ähnlich, aber kleiner sind,

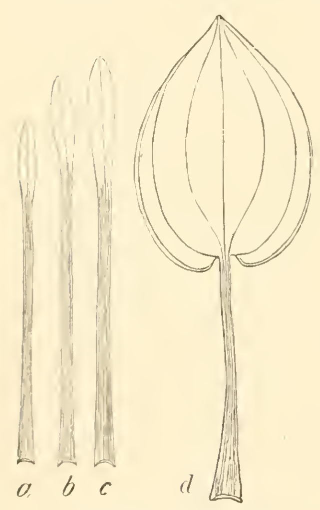


Fig. 336. *Alisma plantago.* Luftblätter von var. latifolium fa. terrestre. a—c drei aufeinander folgende Primärblätter mit reduzierter Spreite; 1:1. d ein definitives Luftblatt, 1:2. (Nach Glück.)

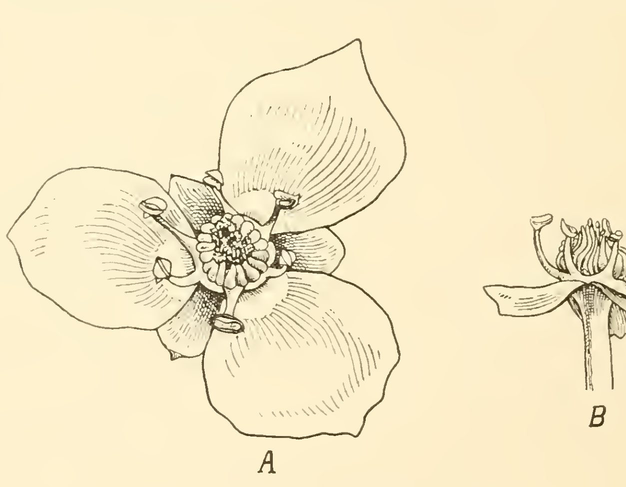


Fig. 337. *Alisma plantago,* Blüte. A von oben, B von der Seite gesehen nach Entfernung der Kronblätter. 6:1. (Orig. Kirchner.)

und auch da stets aus einem Stiel mit halbkreisförmigem Querschnitt und einer rudimentären Spreite bestehen (Fig. 336 a—c). Die späteren Blätter lassen eine stets breiter werdende Spreite erkennen, bis bald darauf die definitiven Laubblätter zum Vorschein kommen. Im Durchschnitt erzeugen die Landformen mehr Laubblätter als die Seichtwasser- oder Schwimmformen; es kann die Zahl der Blätter 5—22 betragen. Im Vergleich zu den Schwimmblättern und emersen Blättern erreichen die Luftblätter der Landformen eine nur geringe Länge, wie aus folgenden Zahlen hervorgeht.

Luftblätter	12— 17 (29) cm	Gesamtlänge
Emerse Blätter	12— 92 cm	„
Schwimmblätter	35—126 (199) cm	„

Die Grösse der Luftblätter kann natürlich auch wieder variieren, je nach-

dem die Pflanze einem feuchten oder trockenen, einem schattigen oder sonnigen Standort angehört.

Von Blütenständen werden bei der normalen Seichtwasserform ganz entsprechend der jeweiligen Wassertiefe 1—3 gebildet, die ihre Blüten und Früchte jedoch nur ausserhalb des Wassers zur Entwicklung bringen können. Die Blütenrispe ist im Gesamtumriss pyramidal und wird auf einem entsprechend langen Stiel über den Wasserspiegel emporgehoben. Den näheren Aufbau der Blütenstände haben wir bereits oben (S. 588) kennen gelernt. (G.)

Der hohle Blütenstengel wird 30—110 cm hoch und stellt entweder die Verlängerung der knolligen Grundachse dar, oder er entspringt aus der Achsel des obersten Laubblattes. Über seinen anatomischen Bau siehe die Erklärung von Fig. 324, S. 588.

Die pyramidale, locker gebaute Rispe wächst über die Blätter empor; ihre Äste stehen in mehreren Quirlen zu je 3 übereinander, die Hauptäste tragen aber meist noch einen oder mehrere schwache grundständige Zweige. Die Blütezeit fällt in den Juni bis Herbst. Die Blüten haben einen 1—3, meist 2 cm langen Stiel, an dessen Grunde sich 2 kleine, breit eiförmige, häutige, oft miteinander verbundene Vorblätter finden. Die geöffneten Blüten (Fig. 337) breiten sich ungefähr horizontal aus, innerhalb der ca. 3 mm langen, vertieften grünen Kelchblätter stehen die 3 blasslila, hellrot oder weisslich gefärbten, an ihrer Basis mit einem gelben Saftmal versehenen Kronblätter, welche meistens etwa 6 mm lang sind. Sie bilden eine Schaufläche von 8—14, meistens ca. 10 mm Durchmesser; doch kommen ab und zu auch Individuen mit viel kleineren Blüten vor, deren Kronblätter nicht viel grösser sind als die Kelchblätter (var. *parviflorum* Lange). Die Blüten sind homogam, beiderlei Geschlechtsorgane sogleich beim Aufgehen der Blüte entwickelt. Die 6 Staubblätter, welche in einem Kreis angeordnet sind, zeigen sich an ihren Basen derart verwachsen, dass sie dort miteinander einen das Gynäceum umgebenden fleischigen Ring bilden, an dessen Innenseite Nektar in Form von 12 Tröpfchen abgesondert wird, 6 an den Staubblattbasen, 6 in den Zwischenräumen zwischen ihnen. Die Staubblätter sind schräg aufwärts nach aussen gewendet, sodass ihre extrorsen Antheren etwa 1—2 mm weit von den in der Blütenmitte stehenden Narben entfernt sind. Die zahlreichen, mit einander ein Köpfchen bildenden Pistille lassen in ihrer Mitte ein kleines Feld des Blütenbodens frei; die Fruchtknoten tragen an ihrem bauchseitigen Rande je einen ziemlich graden, aufrechten weisslichen Griffel mit einer endständigen, fein papillösen Narbe. Eine Berührung der Antheren mit den Narben findet nicht statt, spontane Selbstbestäubung scheint überhaupt nicht, oder nur selten möglich zu sein. Bei Insektenbesuch kann sowohl Fremd- wie Selbstbestäubung zustande kommen, Geitonogamie erscheint dadurch begünstigt, dass an der reichblütigen Rispe immer eine grosse Anzahl von Blüten gleichzeitig geöffnet ist. Der Pollen, dessen Zellen nach Warnstorf (**208**) gelb, polyedrisch, ca. 25 μ gross und mit einer wechselnden Zahl von Keimporen versehen (**139**, **45**) sind, ist in der geöffneten Blüte gegen Benetzung nicht geschützt, aber nach Lidforss (**111**) gegen Nässe ziemlich widerstandsfähig. Oetker[1]) hebt hervor, dass dem Blütenstaub von *Alisma* ebenso wie dem von *Sagittaria* die Klebrigkeit, wie sie sonst dem entomogamen Pollen zukommt, völlig fehlt, und er in dieser Beziehung mehr dem der Anemogamen gleicht. Die Besucher der Blüten sind hauptsächlich Schwebfliegen (zahlreiche Arten beobachtet), die meistens in der

---

[1]) Oetker, A. Zeigt der Pollen in den Unterabteilungen der Pflanzenfamilien charakteristische Unterschiede? Dissert. Berlin 1888. S. 15.

Mitte der Blüten auf dem Gynäceum auffliegen und dann gewöhnlich Fremdbestäubung bewirken; ausserdem Musciden, kurzrüsselige Bienen, gelegentlich auch ein Schmetterling. Von grösseren eutropen Bienen mit hochdifferenziertem Saug- und Sammelapparat werden nach Loew die Blüten nicht besucht. (**142**, **102**, **69**, **154**, **133**.)

Jede Blüte ist nur einmal, und für nicht lange Zeit geöffnet, sodass man an einem warmen Sommertage schon am frühen Nachmittag alle Blüten verblüht findet. Dabei rollen sich die Kronblätter, von der Spitze her beginnend, der Quere nach bis zu ihrer Basis gegen das Pistillköpfchen ein und werden dabei weich, pulpös und plastisch. Etwa um 5—6 Uhr nachmittags ist diese Einrollung beendet. und am folgenden Tage sind die Kronblätter vertrocknet. Auch die Kelchblätter richten sich etwas auf, werden aber bald durch die heranwachsenden Fruchtknoten auseinandergedrängt (**113**). Der Fruchtansatz ist sehr reichlich, anscheinend entwickelt jeder Fruchtknoten seine Samenanlage weiter, und bei der Reichblütigkeit der Rispen und der grossen Anzahl von Teilfrüchtchen, die in jeder Blüte sich ausbilden, produziert jede Pflanze sehr viele Samen. Jedes Pistill wird zu einem trocknen Schliessfrüchtchen; es hat (Fig. 338 A) eine schief verkehrteiförmige Gestalt, ist seitlich stark zusammengedrückt, am Grunde etwas ausgerandet und trägt in der Mitte der Bauchseite den Griffelrest, auf seinem Rücken sind meist 1, seltener 2 Längsfurchen vorhanden. Die Fruchtwand (Fig. 338 D) ist an den Seiten so dünn, dass der von ihr eng umschlossene braune Same durchschimmert. Die Früchtchen bilden im reifen Zustande miteinander einen scheibenförmigen Körper von dreieckigem Umriss, der an seiner Basis noch die vertrockneten Kelchblätter trägt; ziemlich spät fallen sie einzeln von der Mutterpflanze ab und gelangen meist in das umgebende Wasser, auf dem sie einige Zeit, 2—8 Tage, schwimmen können, bevor sie untersinken. Ihr Schwimmvermögen beruht vorzugsweise darauf, dass sich in der Fruchtwand, besonders längs des Randes des Früchtchens, unter der Epidermis ein lockeres lufthaltiges Parenchym entwickelt hat; in diesem verläuft auf der dorsalen und im oberen Teil der ventralen Seite ein Sekretgang, in dem man Öltropfen, die Reste des in der unreifen Frucht enthaltenen Milchsaftes vorfindet. Unterhalb dieses Luftgewebes liegt das den Samen schützende mechanische Gewebe, welches aus mehreren Schichten fest ineinander gefügter Faserzellen besteht. Die aus den beiden Integumenten hervorgegangene Samenschale wird im wesentlichen aus 3 Schichten plattenförmiger, meist in Längsreihen angeordneter Zellen gebildet. Ins Wasser gelangt, können die Teilfrüchte, solange sie schwimmen, auf hydrochorem Wege innerhalb desselben Wasserlaufes verbreitet werden; wegen ihrer Leichtigkeit und zusammengedrückten Gestalt bleiben sie auch leicht an im Wasser befindlichen Gegenständen hängen und werden jedenfalls von Vögeln auch in andere Wasserläufe verschleppt, da man sie schon an Schnäbeln, Beinen und am Gefieder geschossener Wasservögel aufgefunden hat. Durch die leichte Verbreitungsfähigkeit und reichliche Produktion der Früchte lässt sich vielleicht die weite Verbreitung und Häufigkeit von *Alisma plantago* erklären. (**154**, **155**. **16**, **95**). (K.)

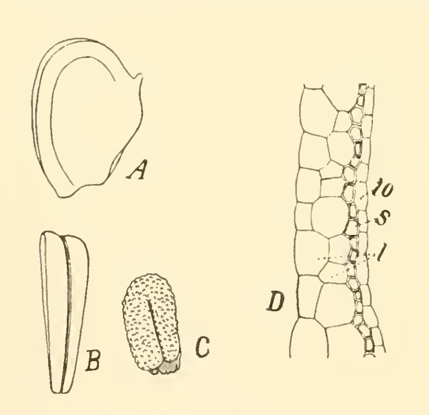


Fig. 338. *Alisma plantago.*
A Teifrucht von der Seite, B vom Rücken, C Same; 10:1. D. Querschnitt durch die Fruchtwand, io innere Epidermis, s Sklerenchym, l lufthaltiges Gewebe; 165:1. (A—C Orig. Kirchner, D nach Raunkiaer).

Sagittaria sagittifolia L. und *Echinodorus ranunculoides* Engelm. sind die beiden anderen Arten, die ebenfalls der Uferflora angehören; ihre weitaus häufigsten und verbreitetsten Formen sind:

Seichtwasserformen: *Sagittaria sagittifolia* f. *typica* (Klinge) und *Echinodorus ranunculoides* f. *typicus* Glück. *Sagittaria sagittifolia*, eine bei uns in Mitteleuropa an Teichen und Flüssen weit verbreitete Pflanze, findet in 15—30 cm tiefem Wasser das Optimum der Gesamtentwicklung vor, während dies für *Echinodorus* im allgemeinen in seichterem Wasser von 10—20 cm der Fall ist.

Die Keimung vollzieht sich bei beiden Arten in ähnlicher Weise wie bei *Alisma plantago* (Fig. 339). Die Grundachse von *Echinodorus ranunculoides* steht aufrecht und ist von sympodialem Bau; sie trägt nur Laubblätter, in der Achsel des obersten eine Verjüngungsknospe (Kraftknospe), in den Achseln der obersten von den vorhergehenden Blättern Vermehrungsknospen in absteigender Ausbildung. Diese Grundachse ist viel schwächer als bei *Alisma plantago*, nicht knollenförmig, und stirbt von unten her schneller ab, sodass die Vermehrungssprosse eher selbständig werden (**154**). Auch *Sagittaria sagittifolia* besitzt eine aufrechte, kurzgliederige Grundachse mit rosettenförmig gestellten Laubblättern, die später in den endständigen Blütenstand sich fortsetzt. In den unteren Blattachseln entstehen Vermehrungsknospen, die zu den später besprochenen Ausläufern mit Knollen auswachsen. In den Blattachseln finden sich schleimbildende Intravaginalschuppen. Nur ausnahmsweise wandelt sich die Spitze nicht blühender Sprossachsen im Herbst in eine Stammknolle um. Es ist das von mir (an entwurzelten und im Wasser frei schwimmenden Bandblattformen) beobachtet worden (18, S. 221) und auch Buchenau (7) teilt mit, dass die Spitze steriler Laubsprosse in eine schwach angeschwollene Stengelknolle sich umbilden kann. Nach meinen Beobachtungen (18, S. 233) und auch nach denen von Raunkiaer (**154**) pflegt jedoch sonst die gestauchte Mutterachse von *Sagittaria s.* im Herbst abzusterben.

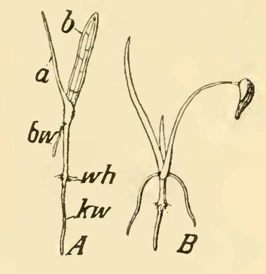


Fig. 339.
A Keimling von Sagittaria sagittifolia; a Kotyledon, b erstes Laubblatt, bw Adventivwurzel, wh Wurzelhals mit Wurzelhaaren, kw Hauptwurzel; 2:1. B Keimling von Echinodorus ranunculoides; 2:1. (Nach Raunkiaer).

Sowohl *Sagittaria* wie *Echinodorus* erzeugen unter den günstigsten Existenzbedingungen vertikal stehende emerse Blätter als die wichtigsten Assimilationsorgane, neben denen regelmässig Blütenstände zum Vorschein kommen. *Sagittaria* zeichnet sich im Gegensatz zu *Echinodorus* noch besonders aus durch die Existenz von knollentragenden und unterirdischen Ausläufern, deren Knollen die einzigen vegetativen Vermehrungs- und Überwinterungsorgane repräsentieren.

Bei beiden Arten wird die Blattentwicklung eingeleitet durch lineale, submerse Bandblätter, die bei *Echinodorus* den Winter überdauern können, schmal lineal und stets nach oben zugespitzt sind (Fig. 348); bei *Sagittaria* bilden sich die Bandblätter erst im Frühling durch Auskeimung der eben erwähnten Knollen (Fig. 344 D) und sind bedeutend breiter und zarter wie die von *Echinodorus*.

In anatomischer Hinsicht (Fig. 340) drücken die Bandblätter ihre Anpassung an das Wasserleben durch den vollständigen oder fast vollkommenen Mangel von Spaltöffnungen aus; sie werden der Länge nach von 5—9 durch zahlreiche Queräste verbundenen Gefässbündeln durchzogen, die sehr schwach und gefässlos sind, zwischen ihnen verlaufen langgezogene, beiderseits an die Epidermen anstossende Luftgänge; die Epidermiszellen enthalten Chlorophyllkörner und stellen das haupt-

sächlichste Assimilationsgewebe des Blattes dar. Dieser fast vollständige Mangel eines eigentlichen Chlorophyllparenchyms und die Verlegung der Assimilationstätigkeit in die dem Licht am meisten ausgesetzten Epidermiszellen steht in guter Übereinstimmung mit dem abgeschwächten Licht, welches den Bandblättern im Wasser zukommt (154).

Auf die submersen Bandblätter folgen beim Aufenthalt im seichten Wasser Schwimmblätter, deren Blattspreite dem Wasserspiegel aufliegt. Diejenigen von *Echinodorus* sind den weiter unten zu erwähnenden emersen Blättern habituell sehr ähnlich und weichen von diesen ab durch ihre schwimmende Spreite, die oberseits stark glänzend und dunkelgrün ist, sowie durch die Schlaffheit ihres Blattstiels. Viel bedeutender sind dagegen die Differenzen, die die Schwimmblätter von *Sagittaria* (Fig. 341) den Luftblättern gegenüber an den Tag legen. Diese Schwimmblätter haben im Gegensatz zu den Luftblättern mit triangulärer Spreite eine ovale oder längliche Spreite, die an der Basis einen schmalen und langen Spalt aufweist.

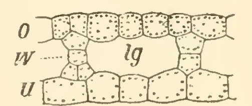


Fig. 340. *Sagittaria sagittifolia.* Teil eines Querschnittes durch ein Bandblatt.
o Epidermis der Oberseite, u Epidermis der Unterseite, lg Luftgang, w Wand zwischen zwei Luftgängen. 100:1. (Nach Raunkiaer.)

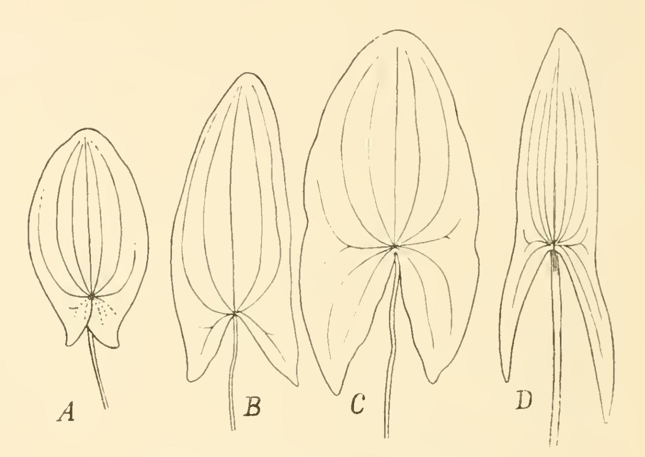


Fig. 341. *Sagittaria sagittifolia.*
Schwimmblattformen, zu vergleichen mit den Spreiten emerser Blätter Fig. 343. Die Lappen an der Spreitenbasis sind einander genähert, am meisten bei A. A—C aus stehendem, D aus schwach fliessendem Wasser. A, D 1:3, B, C 2:3. (Nach Glück.)

Demzufolge bleiben die Blattlappen ziemlich breit und sind auch weniger stark zugespitzt als beim emersen Blatt. Es ist unverkennbar, dass dadurch die Schwimmblätter von *Sagittaria* habituell sich dem Typus der eigentlichen Schwimmblattgewächse, die ja in den *Nymphaeaceen* ihre Hauptvertreter haben, annähern. Die Schwimmblattstiele pflegen schwach dorsiventral oder nahezu rundlich zu sein, was besonders von langen Schwimmblattstielen gilt.

Zwischen Wasserblättern und Schwimmblättern können sich sowohl bei *Echinodorus* als auch bei *Sagittaria* ein bis mehrere Übergangsblätter einschieben. die eine vermittelnde Stellung zwischen beiden einnehmen. Besonders interessant sind solche Übergangsblätter bei *Sagittaria.* Bald sind sie gänzlich submers und besitzen dann eine zarte Spreite; bald sind sie schwimmend mit dem Wasserspiegel aufliegenden Blattflächen. Sowohl die untergetauchten als auch die schwimmenden Spreiten solcher Blätter können die mannigfaltigsten Ansätze zur Pfeilblattform aufweisen.

Bei den Schwimmblättern vermindert sich im Vergleich zu den untergetauchten Wasserblättern die Zahl der Chlorophyllkörner in den Epidermiszellen und auch die Luftgänge sind reduziert, dagegen vergrössert sich das Chlorophyllparenchym und erfährt eine Ausbildung nach der Richtung der Luftblätter, indem sich eine Schicht von Palissadenzellen an der Blattoberseite entwickelt (154).

Auf die Schwimmblätter, die in der Regel nur ein vorübergehendes Entwicklungsstadium vorstellen, folgen schliesslich vertikal stehende, emerse Blätter als die definitiven Blattorgane. Bei *Echinodorus* sind die langgestielten emersen Blätter mit schmal lanzettlicher oder länglich lanzettlicher Spreite versehen, die nach oben zugespitzt ist (Fig. 342). Bei *Sagittaria* ist die Spreite der emersen Blätter (Fig. 343) stets triangulär, pfeilförmig, an der Basis scharf winkelig ausgeschnitten und mit stark divergierenden und scharf zugespitzten Lappen versehen. Die jeweilige Grösse der Spreite, sowie die Breite der einzelnen Lappen weist eine weitgehende Variation auf. Die weitaus häufigste Form der Spreite ist die in Fig. 343 A dargestellte; mitunter sind die Blattlappen stark verbreitert, was offenbar die Folge einer sehr üppigen Ernährung ist (Fig. 343 B), oder sie sind stark verschmälert und lineal (Fig. 343 C u. D), was durch spärliche Ernährung bedingt wird. Solche Formen haben Ascherson und Graebner als *S. s.* fa. *Bollei* bezeichnet. Die Reduktion der Spreite erreicht ihren Höhepunkt in der *S. s.* fa. *butomoides* Aschers. et Gr.; die mir vorliegenden emersen Blätter sind 77—82 cm lang, ihre Spreiten dreieckig mit äusserst reduzierten Pfeillappen, nur 5—8 mm lang.[1]) Auch hier dürfte Mangel an Nahrungszufuhr die Ursache der Spreiten-Reduktion sein. Die Stiele der emersen Blätter sind im Gegensatz zu den Schwimmblattstielen stets dreiseitig abgeplattet.

Das kleine gestauchte Rhizom erreicht bei der Seichtwasserform seinen grössten Umfang. Es misst bei einem grossen Individuum 4.5 cm Länge und 2,5 cm Dicke.

Ebenso zeigen auch die Ausläufer von *Sagittaria* bei geringer Wassertiefe ihre mächtigste Entwicklung. Je ein Individuum erzeugt 2—5 weisse, röhrige, horizontal verlaufende Ausläufer, die am Ende dann je eine Knolle tragen (Fig. 344). Ihre Länge beträgt 40—121 cm, ihre Dicke 4—14 mm. Sie bestehen aus mehreren (meist 4—5) Internodien, die 7—40 cm lang sein können; an den Knoten sitzen häutige Niederblätter von 2 bis 7 cm Länge. Häufig trifft man auch sehr kümmerliche Ausläufer an, die 2—13 cm lang und 1,5—2 mm breit sind. Eine Verzweigung tritt nur bei sehr stattlichen Ausläufern auf; es werden dann ein bis mehrere seitliche Äste gebildet, die 1 bis 22 cm lang und sehr dünn sind.

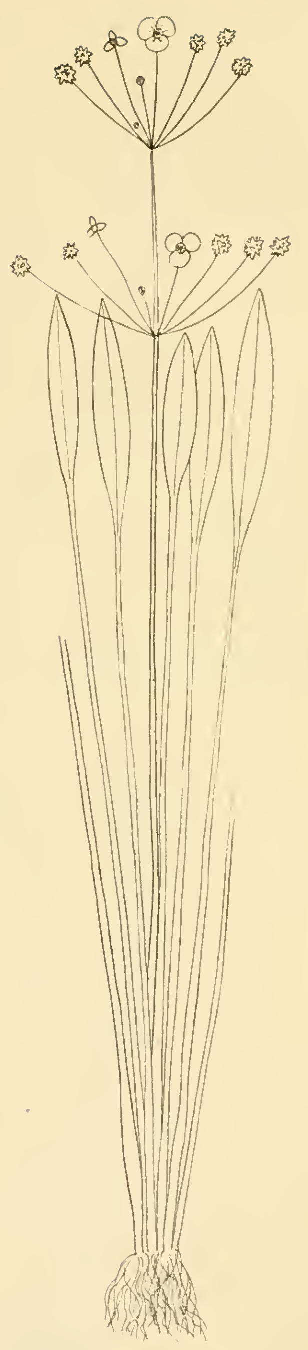


Fig. 342. *Echinodorus ranunculoides* fa. *typicus*.
Seichtwasser-Form, die in 20 cm tiefem Wasser kultiviert worden war; sie besitzt 5 sehr lang gestielte emerse Blätter, der Blütenstand ist aufrecht und trägt 2 übereinander stehende Blütendolden, deren Strahlen allseitig abstehen. 1:2. (Nach Glück.)

[1]) Ich selbst habe diese Form, die offenbar recht selten ist, noch nie im Freien angetroffen; die oben beschriebenen isolierten Blätter stammen vom Bodenseeufer bei Ermatingen und wurden am 4. Aug. 1905 von Hn. E. Baumann (Zürich) gesammelt.

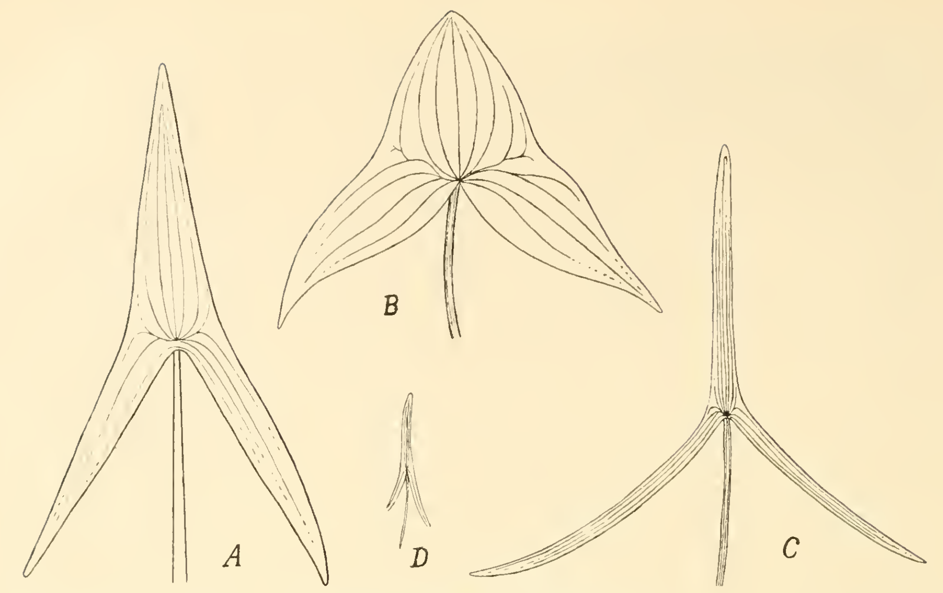


Fig. 343. *Sagittaria sagittifolia.*
Blattspreiten emerser Blätter; A die häufigste Form des Pfeilblattes, B eine breitlappige Form, C und D mit sehr schmalen Lappen (var. Bollei Aschers. et Gr.). 1:3. (Nach Glück.)

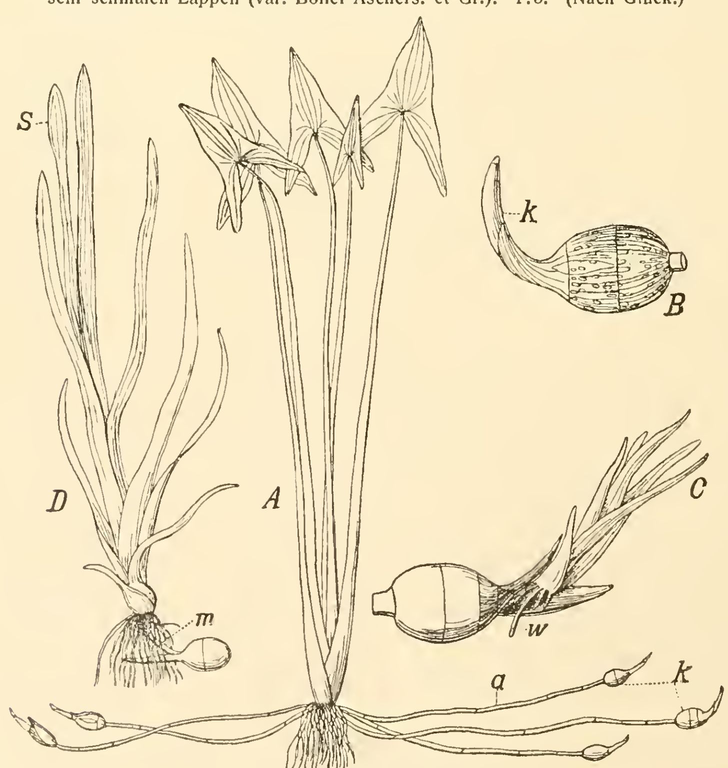


Fig. 344. *Sagittaria sagittifolia.*
A Pflanze im Herbst-Zustand, a Ausläufer, k Knollen; 1:5. B entwickelte Knolle mit der überwinternden Knospe k; 3:4. C auswachsende Knolle, w Wurzeln; 3:4. D junge, aus einer Knolle hervorgegangene Pflanze, m Ausläuferteil zwischen Knolle und Laubspross, S erstes Blatt mit Andeutung einer Spreite; 1:3. (Nach Raunkiaer.)

Die Knolle der Seichtwasserform wird im allgemeinen 12—28 mm lang (abgesehen von dem spitzen vorderen Ende) und 7—20 mm breit. An kümmerlichen Ausläufern, einerlei ob sie direkt oder indirekt der Mutterachse ansitzen, werden auch nur kümmerliche Knöllchen von 4—7 mm Länge hervorgebracht. Die Knolle selbst wird von zwei angeschwollenen Stengelinternodien gebildet; bald sind beide Internodien ungefähr gleich gross und ihre Grenze bildet dann eine äquatoriale Linie an der Knolle; bald haben sie ungleiche Grösse, wobei dem untern Internodium der Hauptanteil an der Knollenbildung zufällt, und die ringförmige Grenzlinie der Internodien im oberen Teil der Knolle liegt. Mit der Knolle selbst bleibt ein drittes, schmal zylindrisches, noch wachstumsfähiges und oft gekrümmtes Stengelstück fest verbunden, das 0,5—3 cm lang ist und den Vegetationspunkt trägt. Die Knollen sind anfangs schwach rötlich, später mehr oder weniger blau, zuletzt wegen der Ausbildung von Chlorophyllkörnern in der Epidermis grünlich gefärbt, mit erhöhten gelblichen Flecken (154). Sie führen im Innern keine Luftkanäle, sind aber so reich an Milchsaftgängen von dem für *Alisma* beschriebenen Bau, dass auf frischen Querschnitten zahlreiche Tröpfchen von Milchsaft hervortreten. Das Grundgewebe ist ein Stärkeparenchym, in dem zwei ziemlich genau alternierende Kreise von Strängen liegen; die äusseren bestehen aus Sklerenchymfasern, die inneren sind Gefässbündel mit Spiral- und Treppengefässen. Die Knollen können als menschliches Nahrungsmittel verwendet werden (4). Die Bildung unterirdischer Knollen ist, abgesehen von *Sagittaria sagittifolia*, auch noch für eine Reihe exotischer Arten in der Systematik bekannt.

Bei der Auskeimung der Knolle (Fig. 344 C) erzeugt das vordere spitze Ende gegen Ende April zunächst zwei neue stengelartige Internodien, die zusammen wenige Zentimeter bis zu 30 cm lang sein können, je nachdem die Knolle mehr oder weniger tief im Boden sitzt. Diese zwei ersten Internodien tragen richtige Niederblätter von 2—4 cm Länge. Das des ersten (untersten) Internodiums ist röhrenförmig geschlossen und nur oben mit einem schmalen Schlitz geöffnet, welcher dem Vegetationspunkt den Austritt gestattet. Offenbar ist dieses Blatt speziell dem Knospenschutz angepasst. Das Niederblatt des 2. Internodiums dagegen besteht aus einer offenen Scheide, deren Basis von etwa 10—12 jungen Adventiv-Wurzeln durchstossen wird. Das 3. Internodium ist kaum mehr als 1 mm lang und ebenso sind auch alle folgenden Internodien äusserst reduziert, so dass eine gestauchte Achse zu Stande kommt. Die Blätter des 3. bis 5. Internodiums, die schon 7 bis 15 cm lang sind, stellen vermittelnde Übergänge zwischen den Niederblättern und den späteren Bandblättern vor, indem sie an ihrer Spitze allmählich eine Blattfläche ausbilden. Das 6. und auch die folgenden Internodien tragen typische Bandblätter (Fig. 344 D). Die Knolle kann nach ihrer Auskeimung noch bis in die Mitte des Sommers mit der neu erzeugten Pflanze in Verbindung bleiben. Mit der Auskeimung verliert sie immer mehr ihre ursprüngliche Konsistenz und fühlt sich dann weich und schwammig an. (G.)

Der Blütenstengel von *Sagittaria sagittifolia* ragt verglichen mit dem von *Alisma* verhältnismässig wenig über das Wasser empor, und zeigt auch einen schwächeren anatomischen Bau. Er ist dreikantig, unterhalb der Epidermis und einer sich daran schliessenden Zellschicht liegt ein Kreis von zarten Gefässbündeln, im Innern finden sich eine grosse Menge von Luftgängen und zahlreiche Gefässbündel; ein besonderes mechanisches Gewebe ist nicht ausgebildet. Milchsaftgänge von ähnlichem Bau, wie bei *Alisma*, sind auch hier in den Stengeln, Grundachsen, Blattstielen und Blättern vorhanden (154).

An den Infloreszenzen, deren Aufbau früher besprochen wurde, stehen die Blüten in entfernten dreizähligen Quirlen in den Achseln von Hochblättern; in der Regel sind die unteren weiblich, die oberen männlich. Die Stiele der

männlichen Blüten sind meist mehr als doppelt so lang, wie die etwa doppelt so dicken der weiblichen Blüten. Die Blütenstände entwickeln sich im Juni bis August. Sie sind metandrisch, denn zuerst blühen die in den (meist 2) untersten Wirteln stehenden weiblichen Blüten auf, und erst nach ihrem Abblühen öffnen sich allmählich die in grösserer Anzahl vorhandenen männlichen Blüten; hierdurch wird bei eintretendem Insektenbesuch die Kreuzung verschiedener Blütenstände erreicht und die Kreuzung verschiedener Stöcke in hohem Grade begünstigt. Die dreizähligen Blüten (Fig. 345) haben drei ausgehöhlte, schräg nach hinten gerichtete, schmutzigrote Kelchblätter von ca. 6 mm Länge und 5 mm Breite; mit ihnen wechseln die drei weissen, an ihrem Grunde kurz benagelten Kronblätter ab, welche an ihrer Basis mit einem dunkelpurpurnen Fleck versehen sind, der wie lackiert glänzt, aber keinen freien Nektar aussondert. J. Mac Leod lässt es ungewiss, ob sich Nektar in den Blüten findet, und die Angabe von Kurr (**107**), dass der drüsige Blütenboden zwischen der Insertion der Staubfäden Honig absondere, sobald die Antheren sich öffnen, scheint doch wohl auf einem Irrtum zu beruhen, bezieht sich übrigens nur auf die männlichen Blüten; ich konnte nie freien Nektar auffinden. Indessen scheint die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass gewisse Insekten sich aus dem Gewebe der Kronblätter süssen Saft erbohren; denn obwohl Knuth in ihnen bei

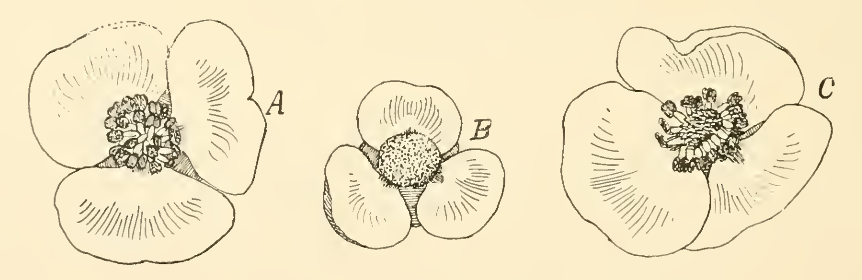


Fig. 345. *Sagittaria sagittifolia*, Blüten.
A männliche, B weibliche, C zwitterige Blüte von oben gesehen, 3:2. (Orig. Kirchner.)

der von ihm angewandten Reaktion keinen Zucker nachzuweisen vermochte, enthalten sie doch so viel davon, dass sie auffallend süss schmecken. Berücksichtigt man jedoch die weisse Blütenfarbe, das scheinbare, am Grunde der Kronblätter befindliche, glänzende Saftmal von dunkelpurpurner Farbe, sowie die auffallend glitzernden Narben und Filamente, so wird man am meisten geneigt sein, die Blüten für Insekten-Täuschblumen zu halten, die auf den Besuch von wenig intelligenten Fliegenarten berechnet sind. [1])

Die weiblichen Blüten (Fig. 345 B) haben etwas kleinere Kronen als die männlichen, sie breiten sich fast ganz flach aus, sodass ihre Schaufläche einen Durchmesser von ca. 20 mm aufweist, die einzelnen Kronblätter sind 9 mm lang und an der breitesten Stelle ca. 15 mm breit. Mitten in der weiblichen Blüte steht ein

[1]) Bemerkenswert ist, dass andere *Sagittaria*-Arten freien Nektar führen; so bemerkte ich im Münchener botanischen Garten an weiblichen Blüten der nordamerikanischen *S. variabilis* Engelm., deren weisse Krone kein Saftmal hat, am Grunde des Pistillköpfchens grosse Tropfen einer wässerigen, etwas süsslich schmeckenden Flüssigkeit, die anscheinend von den untersten Pistillen ausgesondert wird; ferner an männlichen Blüten von *S. montevidensis* Cham. et Schl., die am Grunde der Kronblätter ein schön gefärbtes Saftmal aufweisen, zwischen den Kron- und Staubblättern ausgeschiedene süsse Tropfen.

rundes Köpfchen von sehr zahlreichen Pistillen, dessen Höhe 4—5 mm und dessen Durchmesser 7 mm beträgt; die Pistille selbst sind von einer schwärzlichgrauen Farbe, stark glänzend, und zur Zeit der Geschlechtsreife auf dem Scheitel von einer Narbe gekrönt, die aus wenig zahlreichen, kräftigen, weissen und kristallartig glänzenden Härchen besteht. Das Pistillköpfchen ist an seinem Grunde von einem Kranze schmutzigroter, $1^1/_2$ mm langer Staminodien von spitzpyramidenförmiger Gestalt umgeben. Die männlichen Blüten (Fig. 345 A) besitzen Kronblätter von 11—14 mm Länge und 16—19 mm Breite, die sich zu einer Schaufläche von ca. 26 mm auseinanderbreiten. In der Blüte steht ein Köpfchen von zahlreichen, wenig auseinander gespreizten, 3 mm langen Staubblättern, deren Filamente schmutziggrau, verhältnismässig kurz und faltig-kantig sind. Diese Filamente glänzen im Sonnenlicht lebhaft, als wenn sie von einer ausgeschiedenen Flüssigkeit bedeckt wären. Die Antheren haben vor dem Aufspringen eine dunkelpurpurn gefärbte Wandung, öffnen sich an den beiden Seiten mit je einem Längsriss und entlassen dabei den krümeligen goldgelben Pollen; die verwelkende Antherenwand nimmt nun eine schwärzliche Färbung an. Die Pollenzellen sind nach Warnstorf (208) kugelig-polyedrisch, dicht mit kurzen Stachelwarzen bedeckt, etwa 27—31 μ im Durchmesser. Mitten zwischen den Staubblättern steht etwa ein halbes Dutzend verkümmerter narbenloser Pistille.

Bezüglich der Verteilung der männlichen und weiblichen Blüten in der Rispe beobachteten Glück (18) und Warnstorf (208) an Pflanzen verschiedener Gebiete (Grossh. Baden, Mark Brandenburg usw.) folgendes. Gewöhnlich sind die Quirläste unverzweigt, dann tragen die drei untersten Quirle, seltener auch noch 1—2 Äste des nächst höheren weibliche Blüten, alle übrigen männliche. Seltener tritt im untersten Quirl eine Verzweigung der Äste ein. Dann steht ein Zweig mit männlichen Blüten oder selten zwei solche an der Stelle einer bezw. zweier weiblichen Blüten, oder es tritt zu einer weiblichen Blüte und zwei männlichen Zweigen noch eine einzelne männliche Blüte; oder neben zwei weiblichen Blüten findet sich eine männliche und in der Achsel ihres Vorblattes ein Zweig mit weiteren männlichen Blüten; endlich besteht in sehr seltenen Fällen der untere Quirl aus einer weiblichen, drei männlichen Einzelblüten und zwei männlichen Blütenästen. Diese sekundären Blütenäste, die nie mehr wie 1—3 Blütenquirle tragen, werden 3—20 cm lang.[1])

Ausser eingeschlechtigen Blüten wurden von mir auch zwitterige (Fig. 345 C) beobachtet, und zwar traten deren zwei in dem zweituntersten Wirtel eines Blütenstandes neben einer weiblichen Blüte auf. Sie öffneten sich um einen Tag später als die letztere; die eine, zuerst aufblühende von ihnen enthielt in der Mitte zwischen den normal ausgebildeten Staubblättern etwa ein Dutzend Pistille mit gut entwickelten Narben; in der andern, sich etwas später öffnenden Zwitterblüte waren weniger Pistille vorhanden. Beide waren homogam, und spontane Selbstbestäubung konnte in ihnen wohl durch herabfallenden Pollen veranlasst werden. Auch J. Mac Leod (133) hat in Belgien zwitterige Blüten angetroffen. Hildebrand beobachtete im Herbst ein Exemplar von *Sagittaria*, in dessen Blüten ein unentschiedenes Schwanken zwischen der Ausbildung von männlichen und weiblichen Organen sich geltend machte.[2])

Durch die bedeutendere Grösse der männlichen Blüten wird eine grössere Wahrscheinlichkeit, dass erst diese, und nachher die weiblichen Blüten Insektenbesuch erhalten, erreicht. Als Besucher wurden von Mac Leod drei Musciden-Arten beobachtet, und auch ich konnte an Exemplaren des Hohenheimer bo-

[1]) Viel häufiger als bei der Seichtwasserform treten bei der blühenden Bandblattform von *Sagittaria* sekundäre, Blüten tragende Äste auf; vgl. S. 624.

[2]) Botan. Zeitung, Bd. 51, I. Abt. 1893. S. 30 f.

tanischen Gartens den Besuch von Schwebfliegen, sowie von mehreren kleineren Fliegenarten bemerken, während Honigbienen mehrfach in der Nähe der Blüte vorbeiflogen, ohne sie zu beachten.

Die Blüten öffnen sich nur einmal und verblühen am zweiten Tage nach dem Aufblühen oder noch später. Bei dem nicht sehr reichlichen Insektenbesuch ist es erklärlich, dass nicht immer Früchte angesetzt werden (154). Nach der Befruchtung fallen die Kronblätter ab, die Kelchblätter umschliessen die heranwachsenden Früchtchen. Die Anzahl der von einer Pflanze hervorgebrachten Teilfrüchte ist wegen der viel kleineren Zahl der Blüten weit geringer als bei *Alisma plantago,* und damit, sowie mit der häufigen Unfruchtbarkeit der Art hängt es vielleicht zusammen, dass sie viel weniger allgemein verbreitet ist, obwohl ihre Teilfrüchtchen, welche im Reifezustand im August einzeln abfallen, für hydrochore und auch für anemochore Verbreitung sehr gut ausgerüstet sind. Sie zeigen eine seitlich stark zusammengedrückte, verkehrt schief-eiförmige Gestalt und haben beiderseits breite Flügel, an der Spitze einen durch den bleibenden Griffel gebildeten Schnabel (Fig. 346 A, B). Die braune Fruchtwand ist trockenhäutig, an der Oberfläche glatt und fettglänzend; die Hauptmasse der Flügel wird durch ein unterhalb der Aussenepidermis liegendes verkorktes Gewebe gebildet, die übrige Wand durch eine 2—3-schichtige Lage aus faserartigen, zwischen den beiden Epidermen liegende Zellen. In letzterem verlaufen auf beiden Seiten der Fruchthöhle je 2—3 interzellulare Sekretgänge, welche ein fettes Öl, die Reste des ursprünglich vorhandenen Milchsaftes, enthalten. Der Samen (Fig. 346 C) füllt die Höhlung der Fruchtwand nicht vollständig aus, er hat eine länglich-elliptische, seitlich zusammengedrückte Gestalt und besitzt beiderseits eine flache Rinne, welche durch die hakenförmige Krümmung des Keimlings hervorgebracht wird. Dieser ist hart, verhältnismässig gross, mit einem ziemlich langen Kotyledon, einem stark entwickelten Hypokotyl und einer sehr kurzen Wurzelanlage versehen. Die braune, schwach längsgestreifte Samenschale ist hautartig dünn und besteht aus nur zwei Zellschichten (16). Durch die Verringerung des spezifischen Gewichtes und durch die flügelförmigen Anhänge sind die Teilfrüchte zur Verbreitung durch den Wind sehr geeignet, und auch ihr Schwimmvermögen hält Wochen und sogar Monate lang an. Ihre fettige Oberhaut löst sich bald ab, sodass sie dann vom Wasser benetzt werden, aber das Untersinken erfolgt erst, wenn unter dem Einfluss der Atmosphärilien sich allmählich die Fruchtwand mit Wasser vollgesaugt hat. (155, 154, 16). Die Keimung geht im Frühjahr und Sommer des nächsten Jahres und der folgenden bis zum 5. Jahre vor sich.[1])

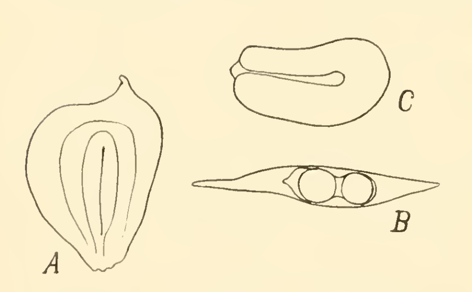


Fig. 346. *Sagittaria sagittifolia.*
A Teilfrucht von der Seite, 5:1. B Dieselbe im Querschnitt, 10:1. C Same, 10:1. (Orig. Kirchner.)

Echinodorus ranunculoides blüht vom Juni bis zum Oktober. Blütenstand und Blüten (vgl. Fig. 342) haben grosse Ähnlichkeit mit denen von *Alisma plantago*, doch ist der erstere viel reduzierter, indem die Rispenäste sich wenig oder gar nicht verzweigen und auch in viel weniger Stockwerken vorhanden sind; meistens bilden die Blüten eine aus einigen Schraubeln bestehende scheinbare Dolde, seltener sind unter dieser noch einige zu einem Quirl verbundene Schraubeln vorhanden; am Grunde der Verzweigungen finden sich hochblattartige Trag-

[1]) K. Dorph-Petersen, Aarsberetning fra Dansk Frökontrol. Kopenhagen 1906.

blätter. Die ungefähr horizontal sich ausbreitenden Blüten sind dreizählig und zwitterig. Die ca. 2 mm langen Kelchblätter haben eine hellgrüne Farbe und sind rundlich, mit rötlichen Adern versehen; die bis 6 mm langen Kronblätter sind ausgeschweift, rötlichweiss oder weiss, am Grunde goldgelb gefärbt und breiten sich fast flach so aus, dass die Schaufläche der Blüte einen Durchmesser von 12—15 mm hat. Die sechs Staubblätter haben Antheren, welche sich ringsum mit gelben Pollen bedecken und nur wenig von den Narben der äussersten Pistille entfernt sind. Die Pistille sind zahlreich und zu einem rundlichen Köpfchen vereinigt. Die Nektarabsonderung erfolgt wie bei *Alisma plantago.* Bei der Homogamie der Blüten und der geringen Entfernung der Antheren von den Narben, da ferner die Kronblätter sich bald nach innen zusammenkrümmen, kann spontane Selbstbestäubung leicht stattfinden. Andererseits ist bei eintretendem Insektenbesuch Kreuzung verschiedener Stöcke dadurch begünstigt, dass an jedem Blütenstand immer nur wenige Blüten gleichzeitig geöffnet sind. Besuchende Insekten wurden nicht beobachtet. (**133**, **102**, **154**, K).

Die Blüten sind ephemer, wie die von *Alisma plantago*, und verhalten sich auch beim Verblühen wie diese. Die reifen Früchtchen (Fig. 347) bilden mit einander einen dichten kleinen kugeligen Kopf und fallen später einzeln ab; sie sind wenig über 1 mm lang, ellipsoidisch mit 4 oder 5 Kanten, an der Spitze mit dem Griffelrest versehen. Im Innern der Kanten verläuft je ein Strang von Sklerenchymzellen, das übrige Gewebe der Fruchtwand ist locker und lufthaltig, sodass die Früchtchen ein genügendes Schwimmvermögen besitzen. Der Same ist gebaut wie bei *Alisma.* (K.)

Wird bei den beiden Arten dieser Gruppe das Wachstumsoptimum nach oben zu überschritten, so findet mit dem Seichterwerden des Wassers gleichzeitig eine Verkürzung von Blättern und Blütenständen statt. Die verhältnismässig stärkste Reduktion erleiden die Bandblätter, bei denen nicht nur die Grösse, sondern auch die Zahl und Vegetationsdauer succesive abgekürzt wird. Die obere Grenze der Reduktion ist erreicht. wenn die Pflanze überhaupt ausserhalb des Wassers ihre Existenz führen muss. Dann entstehen

Landformen: *S. sagittifolia* forma *terrestris* Glück und *E. ranunculoides* forma *terrestris* Glück. Bei beiden wird die Entwicklung der Pflanze im Frühling eingeleitet durch lineale Primärblätter, die den Wasserblättern äquivalent sind und jetzt ihre grösste Reduktion erleiden (Fig. 348). Sie werden bei *Sagittaria* nur $^1/_5$—$^1/_{20}$ mal so lang und $^1/_2$—$^1/_5$ mal so breit als die äquivalenten Wasserblätter. Ihre Länge beträgt 1,5—8,5 cm, ihre Breite 2 bis 8 mm. Bei *Echinodorus* werden die linealen Luftblätter nur $^1/_5$—$^1/_6$ mal so lang und 1—$^1/_2$ mal so breit als die äquivalenten Wasserblätter; ihre Länge beträgt 2—7 cm, ihre Breite 2—2,5 mm. Zudem bleiben die linealen Luftblätter ziemlich derb und undurchsichtig. Bei *Echinodorus* zeigt ausserdem das Luftblatt einen schmal bis breit elliptischen Querschnitt, während die Spreite des Wasserblattes nach beiden Seiten hin in ein flankenartiges Stück sich verschmälert. (Fig. 351). Bei den Bandblättern von *Sagittaria* lassen sich ähnliche Unterschiede nicht ausfindig machen.

Vermittelst einiger Übergangsblätter folgen auf die linealen Primärblätter die definitiven Laubblätter, die im wesentlichen den emersen Blättern der Seichtwasserformen gleichen, aber beträchtlich kürzer sind wie diese (Fig. 349, 350). Die auf S. 620 folgende Tabelle möge auf Grund eigener Beobachtungen und Kulturversuche mit Zahlenwerten die Reduzierbarkeit der Spreitenblätter darlegen, wobei gleichzeitig auch *Echinodorus ranunculoides* var. *repens* mit berücksichtigt ist.

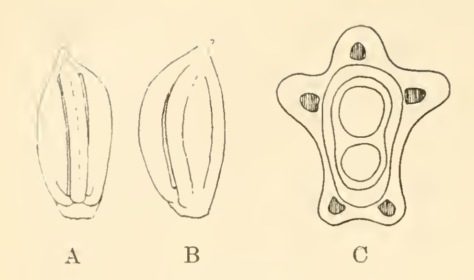


Fig. 347.
Echinodorus ranunculoides.
Früchtchen, A vom Rücken, B von der Seite, 8 : 1; C im Querschnitt, 20 : 1.
(A, B Orig. Kirchner, C nach Raunkiaer.)



Fig. 348.
Echinodorus ranunculoides fa. *terrestris.*
Auf dem Primärblatt-Stadium stehendes Exemplar mit linealen, rosettenförmig ausgebreiteten Luftblättern; es ist Ende November durch Umbildung aus dem Lanzettblatt-Stadium des Sommers hervorgegangen. 1:1. (Nach Glück.)



Fig. 349.
Sagittaria sagittifolia fa. *terrestris.*
Blühendes Exemplar, aus einer Knolle K_1 gezogen; es hat 3 neue Ausläufer getrieben, die mit je einer Knolle K enden. 2:5. (Nach Glück.)



Fig. 350.
Echinodorus ranunculoides.
Blühende und fruktifizierende Landform, die auf sehr trocknem Substrat wuchs und deshalb in allen Teilen stark reduziert ist. 1:1. (Nach Glück.)

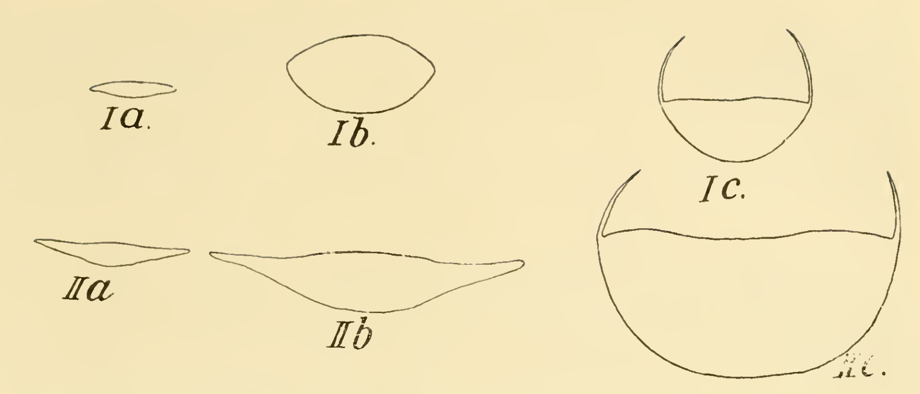


Fig. 351. *Echinodorus ranunculoides.* Querschnitte durch Bandblätter.

I a—c Querschnitte eines linealen Luftblattes durch die Spitze (a), die Mitte (b) und die Basis (c). II a—c die entsprechenden Schnitte durch ein Wasserblatt aus 40 cm Tiefe. 10:1. (Nach Glück.)

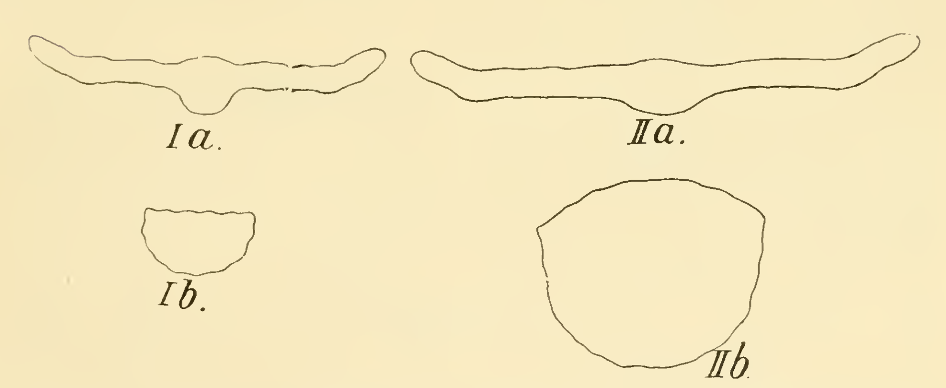


Fig. 352. *Echinodorus ranunculoides.* Querschnitte durch die Spreitenblätter.

I Luftblätter der Landform; a Querschnitt durch die Spreite, b durch den Stiel. II emerse Blätter der Seichtwasserform, a Querschnitt durch die Spreite, b durch den Stiel. 10 : 1. (Nach Glück.)

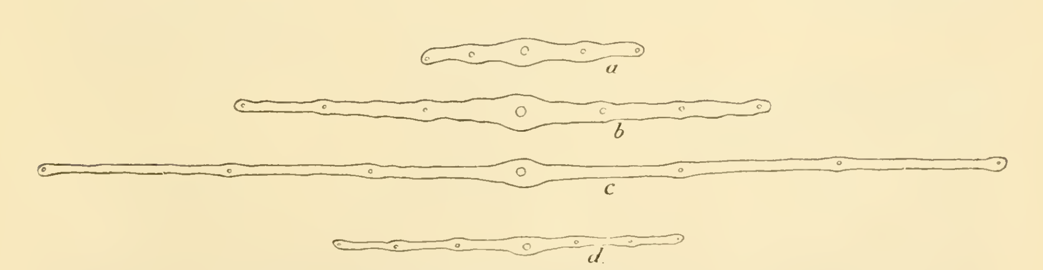


Fig. 353. *Sagittaria sagittifolia.*

Querschnitte durch lineale Bandblätter, die Anpassungsweise des Bandblattes an verschiedenartige Standortsbedingungen veranschaulichend.

a lineales Luftblatt von mittlerer Grösse; b Wasserblatt aus 30 cm tiefem Wasser, c Wasserblatt aus 150 cm tiefem Wasser, d Wasserblatt aus 5 m tiefem Wasser. 7 : 1. (Nach Glück.)

Art	Schwimmblatt	Emerses Blatt der Wasserform	Luftblatt der Landform
Sagittaria sagittifolia	30—212 cm	30—99 cm	8—20 cm
Echinodorus ranunculoides	30—54 cm	12—42 cm	4—12 cm
E. r. var. *repens*	10—30 cm		5—12 cm

Aber nicht nur in der Richtung der Längsachse, sondern auch nach anderen Dimensionen findet eine Reduktion des Luftblattes im Vergleich zum emersen Blatt statt. Die kurzen steifen Stiele der Luftblätter sind deutlich halbstielrund, die viel weicheren Stiele der emersen Blätter dagegen nahezu zylindrisch. Bei *Sagittaria* sind die Stiele beider Blattarten im Querschnitt triangulär, während die der äquivalenten Schwimmblätter im Querschnitt oft nahezu rundlich sein können.

Auf die Knollenbildung von *Sagittaria* übt der Aufenthalt auf dem Lande eine beschleunigende Wirkung aus. Die Knollen erlangten in entsprechenden Kulturen bereits Ende Juli ihre Reife, während zur gleichen Zeit Seichtwasserformen erst kurze Ausläuferanlagen aufwiesen. Die Ausläufer werden 4,5—14 cm lang und 2—4 mm dick, die Knollen 8—15 mm lang (abgesehen von dem vorderen spitzen Ende) und 7—13 mm dick.

Hand in Hand mit der Reduktion der vegetativen Organe geht natürlich eine solche der fruktifikativen, indem die Blütenstände äusserst verkürzt werden, wobei für *Echinodorus* noch besonders auffällt, dass die Blütenbildung bei der Landform im Durchschnitt reichlicher ist als bei äquivalenten Seichtwasserformen. Selbstverständlich weisen auch die Landformen ihrerseits wieder einige Variabilität auf, ganz entsprechend den äusseren Existenzbedingungen, je nachdem das Substrat z. B. feucht oder trocken und je nachdem die Belichtung stark oder nur mässig ist. *Echinodorus* erzeugt auf feuchtem Substrat sehr üppige und verhältnismässig grossblättrige Formen, deren Blütenstände noch bis 28 cm lang werden: ihr Stiel nimmt einen horizontalen bogigen Verlauf, während die Blüten eine aufrechte Dolde bilden. Auf trockenem Substrat dagegen werden kümmerliche Landformen gebildet, deren Blütenstände oft auf wenige Zentimeter Höhe reduziert sind; es sitzt dann die Blütendolde einem sehr kurzen Stiele auf (Fig. 350). Die kleine nachfolgende Tabelle möge die Streckungsfähigkeit der in Rede stehenden Blütenstände noch mit Hilfe einiger Zahlenwerte näher illustrieren.

	Blütenstandshöhe bei Landformen	Blütenstandshöhe bei submersen, Schwimm- oder Seichtwasserformen
Sagittaria sagittifolia	11—27 cm	20—204 cm
Echinodorus ranunculoides	4—28 cm	15—75 cm
E. r. var. *repens*	4—25 (40) cm	15—46 cm

Schwimmformen: *S. sagittifolia* forma *natans* Klinge und *E. ranunculoides* forma *natans* Glück. Wird bei *Echinodorus* und *Sagittaria* das Wachstums-Optimum nach unten zu überschritten, so kommen Schwimmblätter mehr und mehr zur Entfaltung auf Kosten der emersen Blätter, die mit zunehmender Wassertiefe wohl an Länge wachsen, aber immer spärlicher werden. Wie weit die Streckungsfähigkeit reicht, ist aus der oben mitgeteilten Tabelle ersichtlich. Innerhalb

einer bestimmten Wassertiefe können beide *Alismaceen* auf dem Schwimmblattstadium verharren und auch so mitunter zur Bildung von Blütenständen gelangen, die auf einem entsprechend langen Stiel über die Wasseroberfläche emporgehoben werden.

Entwicklung der Bandblätter in verschiedener Wassertiefe.[1])

Wassertiefe	*Alisma plantago*-Sämlinge [2])	*Sagittaria sagittifolia*	*Echinodorus ranunculoides*	*E. r.* var. *repens*
0 cm	1,0—2,2 (3,9) cm / 1—1,2 (1,5) mm	1,5—4 (8,5) cm / 2—4,5 (8) mm	2—10 cm / 2—3,5 mm	1,2—5,5 cm / 1,5—2,5 mm
8—10 cm				6—9,5 cm / 1,5—2 mm
8—12 cm	2,5—13 cm / 2,5—4 mm			
15—30 cm		7—31 cm / 4—14 mm		
20—35 cm			10—35 cm / 2—5 mm	
40 cm			12—35 cm / 3—7,5 mm	
45 cm	12—20 (30) cm / 3—4 (5) mm			
40—60 cm			20—56 cm / 2,5—4 mm	
40—70 cm				6—10 (14,5) cm / 2,5—4 (6) mm
60—80 cm			8—15 cm / 2—5 mm	
70—85 cm		12—79 cm / 4,5—20 mm		
120—150 cm			6—12 (19) cm / 3—6,5 mm	
150—180 cm		(22) 110—216 cm / (6) 12—25 mm		
200 cm		40—206 (250) cm / 6—32 mm [3])		
225 cm				2—4 cm / 1,8—3,5 mm
300 cm		35—81 (100 cm) / 5—12,5 mm		
400 cm		22—75 (98) cm / 4—8 (15) mm	3—6 cm / 1,5 mm	1,6—5 (7) cm / 1—2 mm
500 cm		60—70 cm / 8—13 mm		

[1]) Die Blattlänge in cm steht oberhalb, die Blattbreite in mm unterhalb des Horizontalstriches. Die oberste Horizontalreihe, welche 0 cm Wassertiefe angibt, bebezieht sich auf die betreffenden Landformen.

[2]) Von *Alisma plantago* sind hier die linealen Bandblätter des Sämlings in Betracht gezogen worden, da, wie schon erwähnt, lineale Bandblätter älteren Individuen fehlen.

[3]) Form des fliessenden Wassers.

Submerse Bandblattformen: *E. ranunculoides* forma *zosterifolius* Fries und *S. sagittifolia* forma *vallisneriifolia* Coss. et Germ. Sowie einmal die Streckungsfähigkeit der Schwimmblätter mit zunehmender Wassertiefe überschritten ist, unterbleibt ihre Bildung gänzlich zu Gunsten der jetzt immer stattlicher sich entwickelnden Bandblätter. Ebenso wie die Schwimmblätter können auch die Bandblätter innerhalb bestimmter Wassertiefe die einzigen den Sommer über persistierenden Assimilationsorgane der Pflanze bilden. Auch die Bandblätter haben ein Optimum für ihre Entwicklung, das an eine ganz bestimmte Wassertiefe gebunden ist. Innerhalb dieses weisen sie nicht nur ihre längste Vegetationsdauer, sondern auch ihre grössten Dimensionen auf. Für *Sagittaria* liegt dieses Optimum in 1,5—2 m tiefem Wasser, in dem die Bandblätter (22) 110—216 cm lang und (6) 12—25 cm breit werden können. Bei dieser Wassertiefe kommen neben den stattlichen Bandblättern oft noch Übergangsblätter zur Entwicklung, selbst vereinzelte Versuche zur Schwimmblattbildung fehlen nicht. Für *Echinodorus* (Fig. 354) liegt das Optimum in 40—60 cm tiefem Wasser, in dem die Bandblätter 20—56 cm lang und 2,5—4 mm breit werden. Überschreiten die Bandblattformen ihr Optimum nach unten zu, wird also die Wassertiefe noch grösser, so kommt ein neuer Reduktionsprozess zur Geltung, indem nicht nur die Blattgrösse sondern auch die Vegetationsdauer successive abgekürzt wird. Die Tabelle auf S. 621 möge die Anpassungsfähigkeit der linealen Bandblätter an verschiedenartige Tiefen mit Zahlenwerten belegen, wobei zugleich *Alisma plantago* und *Echinodorus ranunculoides* var. *repens* berücksichtigt sind.



Fig. 354. *Echinodorus ranunculoides* fa. *zosterifolius.* Wasserform mit zarten, halbdurchsichtigen Bandblättern, in ca. 30 cm tiefem Wasser im Spätherbst gebildet. 2:3. (Nach Glück.)

In einer gewissen Wassertiefe erreicht die Blattreduktion ihre untere Grenze, und die betreffende Bandblattform kann zwar noch für eine bestimmte Zeit ihre Fortexistenz führen, pflegt aber meist vorzeitig zu Grunde zu gehen. Die tiefste Stelle, an der die Bandblattformen von *Sagittaria* noch für bestimmte Zeit in kümmerlicher Weise zur Entwicklung gebracht wurden, liegt bei 5 m Wassertiefe. *Echinodorus ranunculoides* nebst var. *repens* konnten noch in 4 m tiefem Wasser als Kümmerform bestimmte Zeit das Leben fristen. Die Grössenverhältnisse solcher Kümmerformen sind aus der auf Seite 621 stehenden Tabelle zu ersehen. Die Ausläufer- und Knollenbildung, die im seichten Wasser zu sehr stattlicher Entwicklung gelangt, erfährt in grösserer Wassertiefe ebenfalls eine Hemmung. Die Ausläufer eines Individuums in 5 m tiefem Wasser

hatten nur noch eine Länge von 35—65 mm und die zugehörigen, schon völlig reifen Knollen waren nur mehr 2,5—4,3 mm lang.

Blühende Bandblattformen von *Echinodorus ranunculoides* und *Sagittaria sagittifolia*. Die Bandblattformen von *Echinodorus* und *Sagittaria* bleiben in der Regel steril. Von beiden habe ich bis jetzt auf meinen zahlreich unternommenen Exkursionen nur je einmal blühende Wasserformen angetroffen. Solche von *Echinodorus* beobachtete ich in Wassertümpeln am See von Neuchâtel bei Colombier; getrocknet lernte ich ähnliche Exemplare von einigen anderen europäischen Plätzen kennen.[1]) Es entwickeln sich solche Formen in 40—60 cm tiefem Wasser, in dem die Bildung von Spreitenblättern nicht oder kaum mehr stattfinden kann. Ein Individuum bildet 10—17 lineale Wasserblätter von 12 bis 28 (56) cm Länge und 2,5 – 7,5 mm Breite; dazu gesellen sich noch je 1—2 Blütenstände von 50—75 cm Höhe, mit 1 — 2 Blütendolden, die ihre Blüten sämtlich über den Wasserspiegel erheben. Da und dort beobachtet man neben den Bandblättern noch ein vereinzeltes Blatt, das ein Schwimmblatt werden wollte.

Von *Sagittaria* habe ich erst vor kurzem (23. Aug. 1906) blühende Bandblattformen in der freien Natur beobachtet und zwar in ziemlich grosser Menge. Die betreffende Lokalität, das sogenannte Groschenwasser, auch sonst in botanischer Hinsicht äusserst interessant, ist ein ehemaliger, ziemlich schmaler seitlicher Arm des Rheins unfern des Dorfes Diersheim bei Strassburg.[2]) Das



Fig. 355. *Sagittaria sagittifolia.*
Submerse und blühende Bandblattform (fa. vallisneriifolia) aus dem Groschenwasser bei Diersheim. ca. 1:10. (Nach Glück.)

---

[1]) Aus der Schweiz: Wangen an der Aar; aus Italien: Cognento bei Modena; aus Frankreich: Marmière de la Nigandière (Loire).

[2]) Es wurde diese Lokalität von meinem Kollegen und Freunde Prof. Dr. R. Lauterborn entdeckt gelegentlich der Rhein-Untersuchung, welche auf Anregung des Kaiserl. Gesundheitsamtes in Berlin im Herbst 1906 vorgenommen wurde. Ausserdem wurden blühende Bandblattformen von *Sagittaria s.* noch an anderen ähnlichen Örtlichkeiten mit tiefem stehenden Wasser im

Wasser ist gänzlich stagnierend, wenn es auch noch mit dem Strom selbst eine Kommunikation besitzt. Die Bandblattformen von *Sagittaria*, die in grosser Massenhaftigkeit neben zahlreichen sonstigen Wasserpflanzen wuchsen, hatten sich in einer Tiefe von 150—180 cm angesiedelt (Fig. 355). Jedes Individuum erzeugte (9) 14—17 Bandblätter, von denen die äussersten oft schon defekt waren, und die 110—216 cm lang und (12) 17—25 mm breit wurden. Die knollentragenden Ausläufer, von denen jede Pflanze 4—7 aufwies, waren erst in Bildung begriffen. Die gestauchte Grundachse mass an einem der grössten Exemplare 21 mm Länge und 14 mm Dicke. Jedes Individuum erzeugte ein bis zwei Blütenstände von 152—204 cm Länge, deren Schaft stielrundlich war und in der Mitte 3—6,8 (7,3) mm dick wurde. Die Spindel der Blütenrispe ist im Vergleich zu derjenigen der typischen Seichtwasserform stark in die Länge gedehnt und wird 23—35 (53) cm lang. Während bei der typischen Form die Rispenäste sich nur selten verzweigen, finden wir da recht häufig im untersten Quirl einen grossen Seitenast an Stelle einer Blüte, der 6—14 (29) cm lang werden kann. Bei den meisten Blütenrispen bleibt der grössere Teil derselben untergetaucht, und nur die allerobersten Blüten können sich über das Wasser erheben; bisweilen bleiben die Blütenstände auch ganz submers. Die Mehrzahl der untergetauchten Blüten zeigt einen normalen Bau und breitet ihre Perigonblätter ganz unter Wasser aus; bei einigen Blüten jedoch fand ich verkleinerte Perigonblätter, etwa von der halben Grösse normaler. Eine Bestäubung war an den submersen Blüten natürlich ausgeschlossen.

Formen des fliessenden Wassers: *S. sagittifolia* forma *vallisneriifolia* Coss. et Germ. Das Pfeilkraut siedelt sich nur selten in fliessendem Wasser von Bächen und Strömen an, pflegt dann aber reichlich aufzutreten, sodass mitunter der Lauf von Flüssen eine Hemmung erfahren soll. Ich selbst habe solche Wasserblattformen am schönsten und reichlichsten beobachtet in der Jll innerhalb der Stadt Strassburg (bei den sogenannten „gedeckten Brücken"), welchen Standort ich wiederholt und zu verschiedenen Jahreszeiten besuchte. Das Wasser, in dem die Pflanze wächst, ist sehr reich an organischen Substanzen und meist ziemlich trüb. Es hat etwa 120—200 cm Tiefe und besitzt eine langsame, aber kräftige Strömung; der kiesig-lehmige Untergrund ist stets von einer fetten Humusschicht überzogen. In Gesellschaft des Pfeilkrautes befinden sich von andern Wasserpflanzen daselbst besonders *Potamogeton fluitans* und *perfoliatus*, an den weniger tiefen Stellen auch Wasserformen von *Butomus umbellatus*, *Scirpus lacuster* u. a. Die Formen des tiefen strömenden Wassers sind denjenigen des tiefen stehenden Wassers habituell ähnlich. Sie unterscheiden sich aber von ihnen durch mehrere Merkmale, die in unverkennbarer Weise eine Anpassung an die mechanische Tätigkeit des strömenden Wassers zum Ausdruck gelangen lassen. Ein Individuum bildet etwa bis Ende Juni 8—16 Bandblätter; die erstgebildeten äusseren pflegen länger und schmäler zu sein als die späteren inneren. Die ersteren übertreffen die letzteren etwa um $^1/_3$ an Länge und sind auch etwa nur $^1/_2$ bis $^1/_3$ mal so breit. Die Gesamtlänge der Bandblätter überhaupt beträgt 40—206 cm, ihre Breite 6—32 mm. Die äusseren Blätter werden 6,5 bis 10 mm breit, die inneren 19—32 mm. Erstere mögen zum Teil noch den linealen Primärblättern der Landpflanze entsprechen, während die kurzen inneren den gestielten Spreitenblättern bei Seichtwasser- und Landformen äquivalent sein

Stromgebiet des Rheines aufgefunden, so im Altrhein von Sponeck am Kaiserstuhl und von Illingen bei Rastatt. Ferner übersandte mir vor kurzem Herr E. Baumann in Zürich eine blühende Bandblattform, die er unter zahlreichen sterilen Individuen unter der Aachbrücke bei Radolfzell gegen Moos zu beobachtet hatte, woselbst das Wasser der Aach so gut wie stagnierend ist; dagegen fand derselbe im Untersee („Durchgang" bei der Reichenau) in 2—2,5 m tiefem Wasser nur sterile Bandblattformen.

werden und aus ursprünglichen Spreitenblattanlagen hervorgegangen sein müssen, zumal ja auch bei diesen Exemplaren die Zahl der Bandblätter nahezu dreimal so gross sein kann als die der sonst sich bildenden Primärblätter. Nicht selten findet man, dass einige der inneren Blätter 1—5 spiralige Windungen aufweisen. Sicherlich hängt diese Erscheinung mit der mechanischen Tätigkeit des fliessenden Wassers zusammen, welches einen solchen Zug auf die beiden Seiten des jungen Blattes ausübt, dass die äusseren Partien der Blätter schneller wachsen als die mittleren. Gleichzeitig mag aber auch die wirbelnde Bewegung des Wassers an dem Zustandekommen solcher Windungen mit beteiligt sein. Hierfür spricht der Umstand, dass ich bei meinen Kulturversuchen im stehenden Wasser derartige Windungen niemals beobachtet habe. Nach Blütenständen habe ich bei diesen Bandblattformen der Jll bisher vergeblich gesucht. Doch sind anderwärts solche schon beobachtet worden.[1])

An den etwas seichten Stellen des Flusses nach dem Ufer hin gelangten Übergangsblätter zu reichlicher Entwicklung (Fig. 356). Entweder sind sie ganz submers oder schwimmend; die submersen weisen alle Modifikationen auf, indem einerseits Bandblätter mit eben angedeuteter Spreite (A), und andererseits solche mit wohl entwickelter spiessförmiger Spreite (B, C) existieren, welche oft abenteuerliche Form annimmt und zart und durchsichtig ist. Im allgemeinen weichen solche Blattspreiten im Umriss von gewöhnlichen Luftblattspreiten durch ihre lang ausgezogene und schmale Gestalt, sowie durch stark reduzierte Lappen ab, die kurz und abgerundet sind. Nicht minder mannigfaltig als die submersen Übergangsblätter sind die schwimmenden. Sie sind stets scharf gegliedert in einen Blattstiel und eine Schwimmblattspreite. Letztere weist alle Variationen auf von einer schmal elliptischen bis zu einer langgestreckt triangulären mit deutlichem herzförmigem Einschnitt an der Basis. Im allgemeinen sind solche Blattspreiten verhältnismässig lang gestreckt, was offenbar mit der mechanischen Tätigkeit des Wassers zusammenhängt. Typische Schwimmblätter mit wohl entwickelter Schwimmblattspreite traten an besagter Stelle nur vereinzelt auf. Sie waren 126—175 cm lang und ihre Spreite erlangte die stattliche Grösse von 12—14 cm Länge und 6—7,5 cm Breite. Auch sie zeigte oft eine starke Verschmälerung, was offenbar auch wieder durch die mechanische Tätigkeit des Wassers bedingt wird.

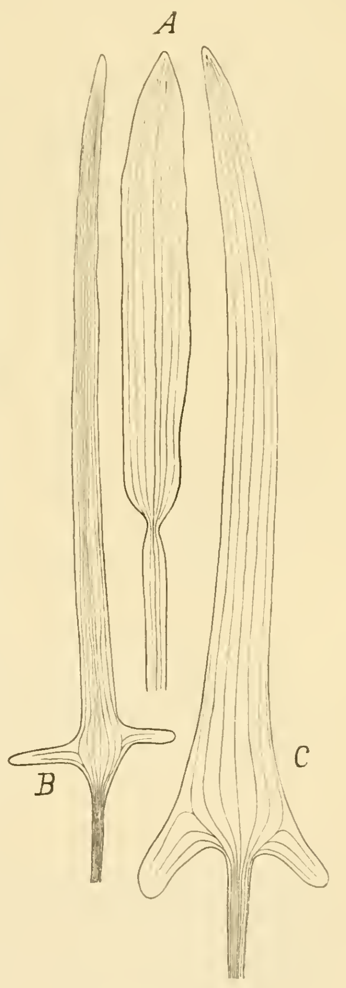


Fig. 356. *Sagittaria sagittifolia.*
Drei untergetauchte Übergangsblätter, ca. 1:3. (Nach Glück.)

[1]) So befindet sich in dem Herbar von P. Ascherson ein in der Angerapp bei Darkehmen (Insterburg) gesammeltes Exemplar, welches mit einem Blütenstand versehen ist: er ist 116 cm lang und trägt zu oberst zwei Quirle weiblicher Blüten, welche durch ein 8 cm langes Internodium von einander getrennt sind; ausserdem sind 5 bis zu 250 cm lange Bandblätter vorhanden.

Echinodorus ranunculoides var. *repens* (Lam.) ist eine bemerkenswerte Varietät des Typus, die phylogenetisch selbstverständlich von diesem herstammt, aber keineswegs mit Hilfe von entsprechend geregelten Standortsbedingungen von ihm abgeleitet werden kann, obgleich es nicht an Hinweisen zu solchen Umbildungen fehlt. Diese Varietät ist weit seltener als der Typus und im warmen Süden im allgemeinen häufiger als im Norden. Die Pflanze ist viel zarter als der Typus und findet die günstigsten Existenzbedingungen dann vor, wenn ihr Standort nur von einer minimalen Wasserschicht bedeckt ist oder sich ganz über das Wasser erhebt. Alle Blütenstände legen sich horizontal und nehmen ganz den Charakter von Ausläufern an, deren Stengelknoten senkrecht stehende und armstrahlige Blütendolden austreiben, wobei innerhalb einer jeden Blütendolde ein Laubspross zur Entwicklung kommt, der sich schon frühzeitig an der Basis festwurzelt. Durch nachträgliche Abtrennung solcher Tochtersprosse wird neuen Individuen das Dasein geschenkt. Wie die Entwicklung des Laubsprosses innerhalb der Blütendolden erfolgt, habe ich bereits oben (S. 588) angegeben. Dadurch, dass die Varietät kriechende Ausläufer bildet, von deren Stengelknoten

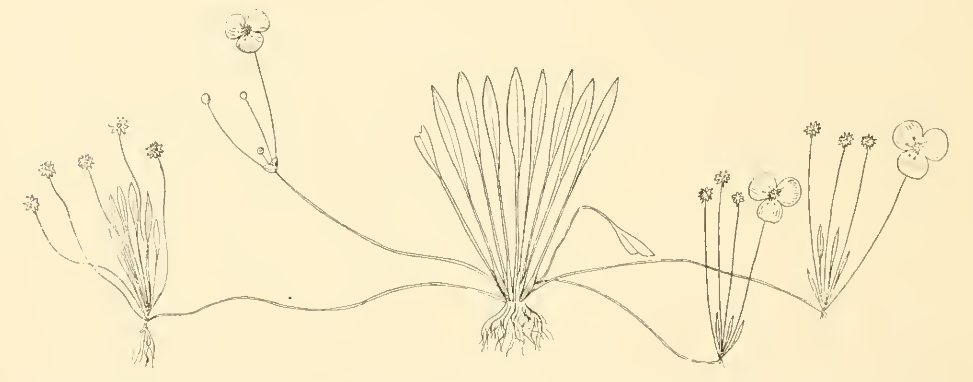


Fig. 357. *Echinodorus ranunculoides* var. *repens* fa. *terrestris*, aus einer Gartenkultur. Rechts 2 Ausläufer mit je einer 4-strahligen Blütendolde, zwischen deren Ästen bereits die Bildung eines kleinen Laubblattsprosses stattgefunden hat. Links ein grösserer Ausläufer mit 5-strahliger Dolde und ziemlich weit fortgeschrittener Laubblattbildung zwischen deren Strahlen; am Grunde ein kräftiges Büschel von Adventivwurzeln. Links oben ein sehr junger Ausläufer, der eine geöffnete Blüte und 3 Blütenknospen zeigt; Verlaubung der Dolde und Adventivwurzelbildung hat noch nicht stattgefunden. 1:2. (Nach Glück.)

aus sich die Blütenstiele senkrecht erheben, wird es uns ohne weiteres klar, warum die Pflanze das Optimum ihrer Gesamtentwicklung bei geringerer Wasserzufuhr findet, als der Typus. Die Blüten, deren Stiele nur wenige Zentimeter lang werden, steigen da ja direkt vom Erdboden auf und können nur dann Früchte bilden, wenn sie sich in die Luft erheben können. Sonst aber verhält sich *Echinodorus ranunculoides* var. *repens* ganz ähnlich wie der Typus. Die Pflanze bildet

a) Landformen, *E. r.* var. *repens* forma *terrestris* Glück (Fig. 357). Die Blattbildung wird auch da eingeleitet mit linealen Primärblättern von 1,2—5,5 cm Länge und 1,5—2,5 mm Breite. Die Folgeblätter sind gestielt mit schmal lanzettlicher Spreite, wobei der Stiel $1^1/_2$—2 mal so lang als die Spreite wird. Die horizontalen Ausläufer werden 4—12 (selten 40) cm lang und tragen 1—4 Blütendolden an ihren Stengelknoten, wobei zwischen den Blütenstielen allemal ein kleiner Tochterspross zur Ausbildung gelangt.

b) Schwimmformen, *E. r.* var. *repens* forma *natans* Glück, gedeihen in einer Wassertiefe von 7—25 cm. Sämtliche Laubblätter bilden schwimmende Blattspreiten auf dünnen langen Stielen. Die Schwimmblätter der Mutterachse werden

10—30 cm, ihre Spreiten 20—28 mm lang und 3—6 mm breit. Die Ausläufer sind meist im Wasser flutend und werden 15—46 cm lang. Die Blüten entstehen meist nur ganz isoliert und werden auf langen Stielen über den Wasserspiegel emporgeschoben, während die Tochtersprosse zu einer stattlichen Entwicklung gelangen und zum Teil lanzettliche Schwimmblätter, zum Teil lineale Wasserblätter produzieren.

c) Submerse Bandblattformen, *E. r.* var. *repens* forma *graminifolius* Glück (Fig. 358) entwickeln sich allemal dann, wenn die Wassertiefe die



Fig. 358. *Echinodorus ranunculoides* var. *repens* fa. *graminifolius*, aus einer Gartenkultur bei 60 cm Wassertiefe.

Die Hauptachse der Pflanze trägt zahlreiche grosse submerse Bandblätter und erzeugte 3 Ausläufer, von denen nur einer dargestellt ist. Er trägt an seinen Knoten 4 kleine Laubsprosse, die sich am Grunde mit Adventivwurzeln verankert haben. ca. 2:5. (Nach Glück.)

Streckungsfähigkeit der Schwimmblätter überschritten hat, was in 35—40 cm tiefem Wasser schon der Fall ist. Die Bandblattformen bleiben stets steril und erzeugen nur lineale Wasserblätter, die 2—14,5 cm lang und 1—4 (6) mm breit werden; die stets angewurzelten Ausläufer erreichen eine Länge von 20—38 cm und sind in 2—5 Stengelinternodien gegliedert. (G.)

Gruppe II.

4. Caldesia parnassifolia Parl. 5. Elisma natans Buch.

Ihr Wachstumsoptimum ist gekennzeichnet durch das Schwimmblatt als wichtigstes Assimilationsorgan; die Schwimmformen dieser Arten sind somit auch die in der Natur verbreitetsten. Abgesehen von ihnen kommen auch noch Landformen und Wasserformen vor, welch letztere bei *Caldesia* allerdings sehr in den Hintergrund treten.

Caldesia parnassifolia Parl. stimmt in ihrem Habitus im wesentlichen mit *Alisma* überein. Im Boden besitzt die Pflanze eine sehr kurze, aufrechte, etwa 4 mm dicke, mit Adventivwurzeln versehene Grundachse, welche Rosetten von Blättern produziert und sich in den rispenförmigen Blütenstand fortsetzt. Nach der Ansicht von Buchenau ist *C. parnassifolia* eine klimatische Varietät der subtropischen oder tropischen *C. reniformis*, von welcher sie sich habituell dadurch unterscheidet, dass sie in allen Teilen kleiner ist. Zu Gunsten dieser Anschauung könnte allerdings der Umstand geltend gemacht werden, dass

Caldesia p. bei uns in Deutschland einmal nicht immer zur Bildung reifer Früchte gelangt, und dass ausserdem die Samen trotz mehrfacher Bemühungen bis jetzt noch nicht zur Auskeimung gebracht werden konnten. Die wirkliche Zusammengehörigkeit beider Arten müsste jedoch erst noch durch Kulturversuche erwiesen werden.

Schwimmformen: *C. parnassifolia* forma *natans* Glück (Fig. 359). Die Pflanze findet in ca. 20—40 cm tiefem Wasser das Optimum der Gesamtentwicklung vor. Der Bildung der Schwimmblätter gehen stets einige lineale submerse Bandblätter voraus, die aber von verhältnismässig kurzer Dauer sind. Auf sie können ein oder einige submerse Übergangsblätter folgen, die oben bereits mit einer zarten und kümmerlichen Spreite von verschiedener Form enden. Den definitiven Schwimmblättern wird eine Reihe primitiver Formen vorausgeschickt. Die ersten auf dem Wasserspiegel erscheinenden Schwimmblätter (Fig. 360 A) besitzen eine kleine elliptische Spreite, die nur drei Hauptnerven, einen medianen und zwei seitliche mit bogigem Verlauf, besitzt. Die späteren Schwimmblattspreiten (Fig. 360, B—G) werden immer grösser, immer deutlicher eiförmig, wobei sich gleichzeitig an der Basis eine kleine Einbuchtung bildet, die stets an Grösse zunimmt. Mit

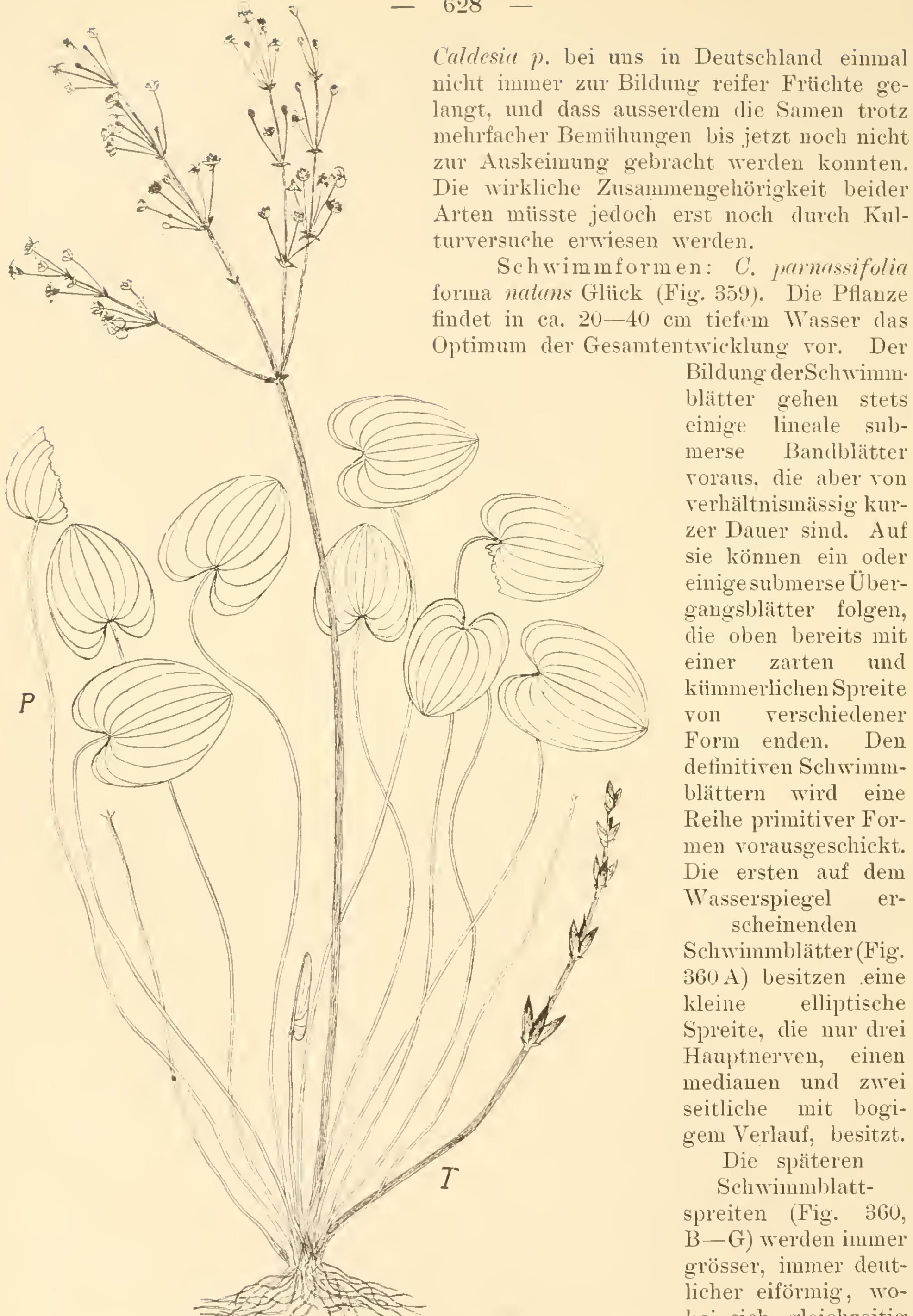


Fig. 359. *Caldesia parnassifolia* fa. *natans* aus der „Viernheimer Lache“ bei Mannheim.

Die Pflanze trägt langgestielte herzförmige Schwimmblätter, einen Blütenstand und einen Turionenstand T; bei P ein Primärblatt mit am Grunde abgerundeter Spreite. 1:3. (Nach Glück.)

der Grössenzunahme geht gleichzeitig eine stets reichlichere Nervatur Hand in Hand, indem nacheinander 5, 7, 9, 13 Hauptnerven zur Ausbildung kommen. Die vollkommenste Schwimmblattform ist die in Fig. 360 G dargestellte mit eiförmigem Umriss und tief herzförmigem Einschnitt an der Basis. Ein Individuum kann 4—8 solche Schwimmblätter zur Entwicklung bringen, die 20—50 cm lang werden, und deren Spreite eine Länge von 3—8,5 cm und eine Breite von 1,8—6 cm erreicht. Die Oberseite aller Schwimmblattspreiten ist stets dunkelgrün und glänzend. Der Blattstiel ist von oben bis unten ziemlich gleich breit, 1—3 mm dick und trägt an der Basis eine 2—4 cm lange Scheide. (G.)

Die Blütenstände sind denen von *Alisma* sehr ähnlich, aber die Rispe ist nie so reich verzweigt und stets kleiner; auch kann sie sich in der Regel nur dann bilden, wenn die Wassertiefe 60 cm nicht überschreitet, da die Blüten unter Wasser nicht zur Entwicklung kommen können. Die Rispe besteht aus 3—6 Etagen, von denen die unteren ihrerseits wieder verzweigt sein können. Die auf 1—2,5 cm langen Stielen stehenden Blüten sind denen von *Alisma* sehr ähnlich und auch zwitterig. Die rundlichen Kelchblätter haben eine Länge von ca. 3 mm, die Kronblätter eine breit-eiförmige Gestalt bei einer

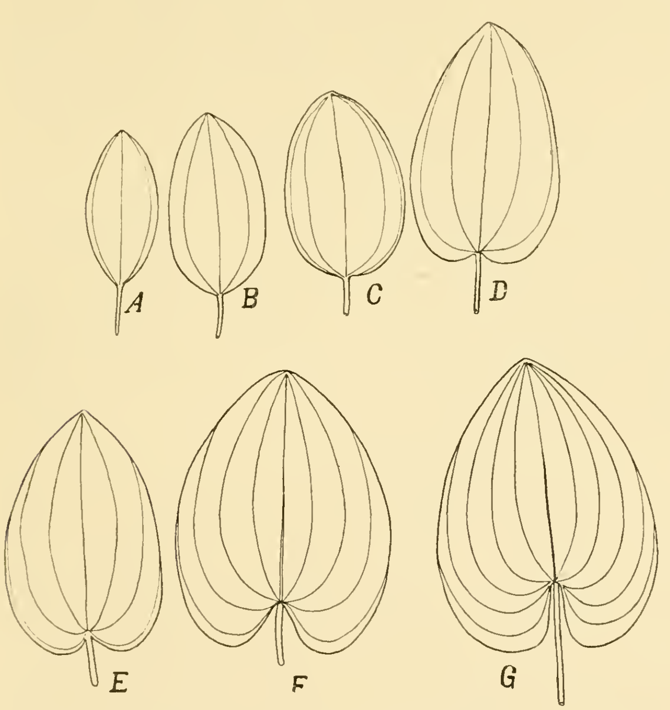


Fig. 360. *Caldesia parnassifolia.*
Schwimmblattspreiten, welche den allmählichen Übergang der primitiven elliptischen Form (A) in die vollendete definitive Blattform (G), und die Fortentwicklung der bogig verlaufenden Hauptnerven zeigen. ca. 2:3. (Nach Glück.)

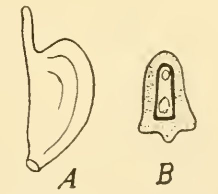


Fig. 361. *Caldesia parnassifolia.*
A ein Teilfrüchtchen von der Seite, B dasselbe im Querschnitt. 5:1. (Nach Buchenau.)

Länge von ca. 5 mm; sie sind weiss, ganzrandig oder gezähnelt. Staubblätter sind meist 6 vorhanden, die in 2 dreigliedrigen Quirlen stehen, doch verdoppelt sich im äusseren Quirl bisweilen die Anzahl einzelner oder aller Staubblätter, so dass dann ihre Zahl im ganzen 7—9 beträgt.[1]) In der Mitte der Blüte steht ein Kreis von 8—10 Pistillen, deren Griffel die Länge des Fruchtknotens hat. Die Blüteneinrichung ist nicht genauer untersucht. Die Früchtchen entwickeln sich zu trockenen Steinfrüchten (Fig. 361); sie haben eine verkehrt-eiförmige Gestalt bei

[1]) Heinricher, E. Über die Blüten von *Alisma parnassifolium* L. Verhandl. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. 24. Jahrg. 1883. S. 95.

etwas über 2 mm Länge, sind schwach zusammengedrückt, am Grunde verschmälert, auf dem etwa 1 mm breiten Rücken mit 3 scharf vorspringenden Nerven versehen, an der Spitze auf der Bauchseite vom bleibenden Griffel gekrönt. Der Same zeigt im wesentlichen denselben Bau wie bei der Gattung *Alisma*. Der anatomische Bau der Fruchtwand weicht erheblich von dem der übrigen *Alismaceen* ab. Ihre innerste Schicht besteht nach Fauth (16) aus einer palissadenartig gestreckten, sklerenchymatischen Zellschicht, und die unter der Aussenepidermis gelegene Parenchymzellenschicht besitzt stark verdickte Aussen- und Seitenwände; auch die Gefässbündel sind von Sklerenchymfasern umgeben. Die ökologischen Verhältnisse der Früchtchen sind nicht näher bekannt. (K.)

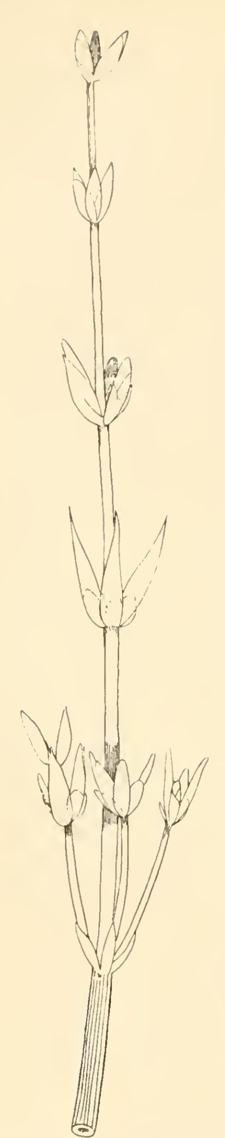


Fig. 362. *Caldesia parnassifolia*, verzweigter Turionenstand.

Die beiden unteren Äste rechts tragen an ihrer Spitze 3 bezw. 4 Winterknospen; der linke Ast trägt 2 übereinander stehende Knospenquirle, deren unterer aus 3, der obere aus 2 Knospen besteht, beide sind durch ein kurzes, in der Zeichnung verdecktes Internodium von einander getrennt. Die übrigen, an der Sprossachse befindlichen Quirle tragen je 3 Knospen. 2:3. (Nach Glück.)

Eine besondere Eigentümlichkeit der Gattung *Caldesia* bilden die Turionen (oder Winterknospen), welche die einzigen vegetativen Vermehrungs- und Überwinterungsorgane der Pflanze darstellen. Es sind eigenartige spindelförmige Knospen, die an besonderen Trägern, den Turionenständen, gebildet werden; diese können an einer Schwimmblattpflanze zu 1—3 neben Blütenständen oder auch für sich allein auftreten. (Vgl. Fig. 359 bei T.) In morphologischer Hinsicht repräsentieren sie rückgebildete Blütenstände, bei welchen an Stelle von Blüten vegetative Knospen zur Entwicklung kommen. Dies geht nicht nur aus dem ganzen morphologischen Aufbau der Turionenstände hervor, der demjenigen der Blütenstände ähnlich ist, sondern auch aus den zahlreichen Übergängen, die zwischen Turionen- und Blütenständen existieren. Die Turionenstände sind bald einfach, bald verzweigt. Erstere (Fig. 359) bestehen aus einem unteren stengelartigen Stück und aus einem oberen, das etwa den dritten Teil der Achse ausmacht und in quirlförmiger Anordnung die Turionen trägt; zumeist sind 2—6 solcher Quirle vorhanden, seltener ein einziger terminaler. Jeder Quirl trägt drei schräg abstehende Turionen, die in der Achsel von kleinen Hochblättchen entstehen. Die verzweigten Turionenstände (Fig. 362) sind immer stattlicher als die eben genannten, und können bis 54 cm lang werden. Die Verzweigung tritt jedoch stets nur in dem untersten Quirl auf; bald bleiben die Äste äusserst kurz, bald werden sie einige Centimeter lang, seltener erreichen sie eine Länge von 10—18 cm. Die Äste tragen dann ihrerseits wieder 1—3 Quirle von Turionen, die denen der Mutterachse völlig gleichen, oft aber kümmerlich entwickelt sind.

Die Turionen werden bei der Schwimmform 16—26 mm lang und 3,5—5 mm breit und sind von beiden Seiten deutlich zusammengedrückt. Von aussen her werden sie umhüllt von mehreren Knospenblättern, die kahnförmig, blassgrün und, abgesehen von den äussersten, derb sind; in morphologischer Hinsicht sind diese Knospenblätter aufzufassen als metamorphosierte Laubblätter, die bis auf ihre Blattscheide reduziert sind. Auf einem etwa durch die Mitte der Knospe gelegten Querschnitt (Fig. 363) zeigen die Knospenblätter eine zweizeilige Stellung an der gestauchten Achse;

die häutigen, flügelartigen Ränder der Knospenblätter decken sich gegenseitig. Jedes Knospenblatt wird von einem kräftigen medianen Gefässbündel (G) durchzogen, das in der Figur dunkel gehalten ist; die dickere, median gelegene Partie eines jeden Knospenblattes ist von mehreren symmetrisch angeordneten Interzellularen (J) von verschiedenartiger Grösse durchsetzt, welche im Querschnitt rundlich bis eiförmig erscheinen. Die Knospenblätter sind so dicht mit Stärke erfüllt, dass ihre Querschnitte, abgesehen von den flügelartigen Randpartien, die nur isolierte Stärkekörnchen enthalten, bei Behandlung mit Jodlösung stark geschwärzt werden.

Die reifen Knospen überwintern ruhend auf dem Boden des Gewässers, um im nächsten Frühling auszukeimen. Bei der Keimung werden die 4—6 kahnförmigen blassgrünen Knospenblätter, die den Turio nach aussen begrenzen, auseinandergespreizt infolge einer geringen sekundären Streckung der Knospenachse; eine nachträgliche Vergrösserung der Knospenblätter findet nicht statt. Gleichzeitig kommen zwischen ihnen zarte Adventivwurzeln zum Vorschein. Die 2—3 obersten Knospenblätter stellen häufig schon einen Übergang zu Band-

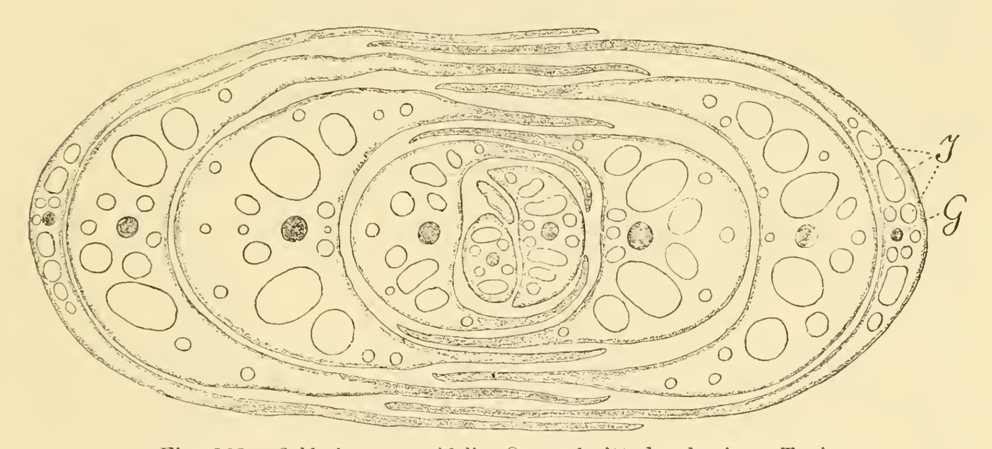


Fig. 363. *Caldesia parnassifolia*, Querschnitt durch einen Turio.
Die zweizeilig stehenden Knospenblätter umfassen sich gegenseitig mit ihren Rändern; J Interzellularen, G Gefässbündel. 30:1. (Nach Glück.)

blättern vor und besitzen eine mehr oder minder lang vorgezogene Spitze. Während die Knospenblätter eine zweizeilige Stellung aufweisen, erscheinen die nun folgenden linealen Bandblätter in spiraliger Stellung. Es können 2—6 bandförmige Blätter vorhanden sein, die in ihrer oberen Hälfte meist schwach verbreitert sind. Ihre Länge beträgt 5—28 cm, ihre Breite 3—5 mm. Sie sind oben stumpf zugespitzt, halb durchsichtig und etwas zerbrechlich. Den weiteren Verlauf der Blattentwicklung haben wir bereits früher (S. 628 f.) kennen gelernt.

Wird das Wachstumsoptimum nach unten zu überschritten, wird also das Wasser immer tiefer, so nehmen die linealen Wasserblätter an Grösse zu und gleichzeitig findet eine Streckung von Schwimmblättern und Blütenständen statt, welch letztere jedoch nie so stark wie die Schwimmblattstiele sich in die Länge strecken können. Von einer bestimmten Wassertiefe an werden überhaupt nur noch Wasserblätter und Schwimmblätter erzeugt, während die Blütenstände zu Gunsten der Bildung von Turionenständen ausbleiben. Die Unterdrückung der Blütenstände, die bei Schwimmformen bis 91 cm lang werden können, kann schon in 60 cm tiefem Wasser stattfinden. Die Schwimmblätter schreiten im tiefen

Wasser in der Regel nicht mehr zur Bildung von tief herzförmigen Spreiten. Häufig bleiben diese eiförmig und lassen an der Basis nur eine entfernte Cäsur erkennen (Fig. 360, D und E), oder sie sind elliptisch und ohne basalen Einschnitt. Die Spreite bleibt dann also gleichsam auf einem primitiven Entwicklungsstadium stehen, was aber dadurch leicht erklärbar ist, dass die Ausbildung sehr langer Blattstiele ein grosses Quantum an Baumaterial beansprucht, so dass zur Ausbildung der Schwimmblattspreiten nur mehr ein bestimmter Rest davon übrig bleibt.

Die stattlichsten Schwimmpflanzen, die ich bis jetzt kennen lernte, sammelte ich in der Umgegend von Lindau am Bodensee in dem sogenannten Bühlweiher bei Bühl (Fig. 364.) Sie gehörten einer Wassertiefe von 80—150 cm an. Jedes Individuum bildete 2—6 Schwimmblätter, die eine Gesamtlänge von 100—162 cm hatten. Ihre Blattspreite ist breit-elliptisch bis eiförmig, am Grunde stumpf zugespitzt, abgerundet oder schwach ausgerandet, 22—53 mm lang und 10—38 mm breit. Ausserdem aber besass jedes Exemplar noch 1—4 lineale, zarte Bandblätter, die hier infolge des tiefen Wassers ausnahmsweise lange fortbestanden und die aussergewöhnliche Länge von 39—63 cm erreichten. Der obere Teil (ca. $^1/_5$—$^1/_6$ des ganzen Blattes) war im Vergleich zum übrigen Blatt bandartig verbreitert und etwa 3,5—5,5 mm breit. Jedes Exemplar zeigte schräg aufsteigende Turionenstände, die 7—18 (47) cm lang wurden und 1—2 Quirle von Turionen trugen; diese hatten eine Länge von 10—22 mm und eine Breite von 2—3,5 mm. Individuen, die infolge zu grosser Wassertiefe ganz auf dem Bandblattstadium stehen blieben, ähnlich wie das die nachfolgende Art tut, sind mir für *C. parnassifolia* bis jetzt noch nicht bekannt geworden.

Wird das Wachstums-Optimum von *Caldesia* nach oben zu überschritten, wird also das Wasser immer seichter, so findet eine stete Reduktion aller Teile statt, die ihren Höhepunkt dann erreicht, wenn die Pflanze ausserhalb des Wassers wachsen muss. Dann entstehen

Landformen: *Caldesia parnassifolia* forma *terrestris* Aschers. et Graebn. (Fig. 365). Die gestielten Spreitenblätter, die sonst beträchtliche Länge erreichten, werden nur mehr 10—29 cm lang, pflegen aber im allgemeinen zahlreicher (bis zu 14) als bei Schwimmformen sich zu entwickeln. Offenbar können die Baustoffe der Pflanze, die sonst zur Bildung sehr langstieliger Blätter verwendet werden mussten, jetzt dazu dienen, um kleinere und um so zahlreichere Luftblätter zu erzeugen. Die Blattstiele bleiben kurz und steif; auch die Blattspreite (Fig. 366) bleibt stets kleiner und kürzer als die äquivalenter Schwimmblätter, ausserdem aber ist sie an der Basis nur schwach ausgerandet, nie so tief gebuchtet wie beim Schwimmblatt (vgl. Fig. 360 G und Fig. 366). Je nachdem der Standort stark oder mässig belichtet ist, variiert natürlich auch die Grösse der Luftblätter, und wir können auch da Land-Sonnenpflanzen (Fig. 366 D) und Land-Schattenpflanzen unterscheiden (Fig. 366 A—C). In Übereinstimmung mit den übrigen vegetativen Teilen erlangen auch die Turionenstände bei Landformen eine entsprechende Reduktion. Sie werden etwa nur $^1/_5$—$^1/_{10}$ mal so lang wie die der Schwimmpflanze, welche sich im Wachstums-Optimum befindet. Sie bleiben meist frei horizontal am Boden hingestreckt, lassen nie eine Verästelung erkennen und bilden auch kleinere Knospen. Die Landformen gelangen fast immer zur Bildung von Blütenständen, die jedoch nur $^1/_2$—$^1/_4$ mal so gross werden (10—29 cm) wie bei Schwimmformen. Land-Schattenpflanzen erzeugen Blütenstände, die immer noch eine kleine, schwach verzweigte Rispe tragen; bei Land-Sonnenpflanzen dagegen wird die Rispe oft auf 2—3 Blüten reduziert, wie das auch in Fig. 365 zu sehen ist.

Elisma natans Buch. ist die andere *Alismacee*, die ebenfalls der Schwimmblattflora angehört und neben den Schwimmformen, welche für das Wachstums-

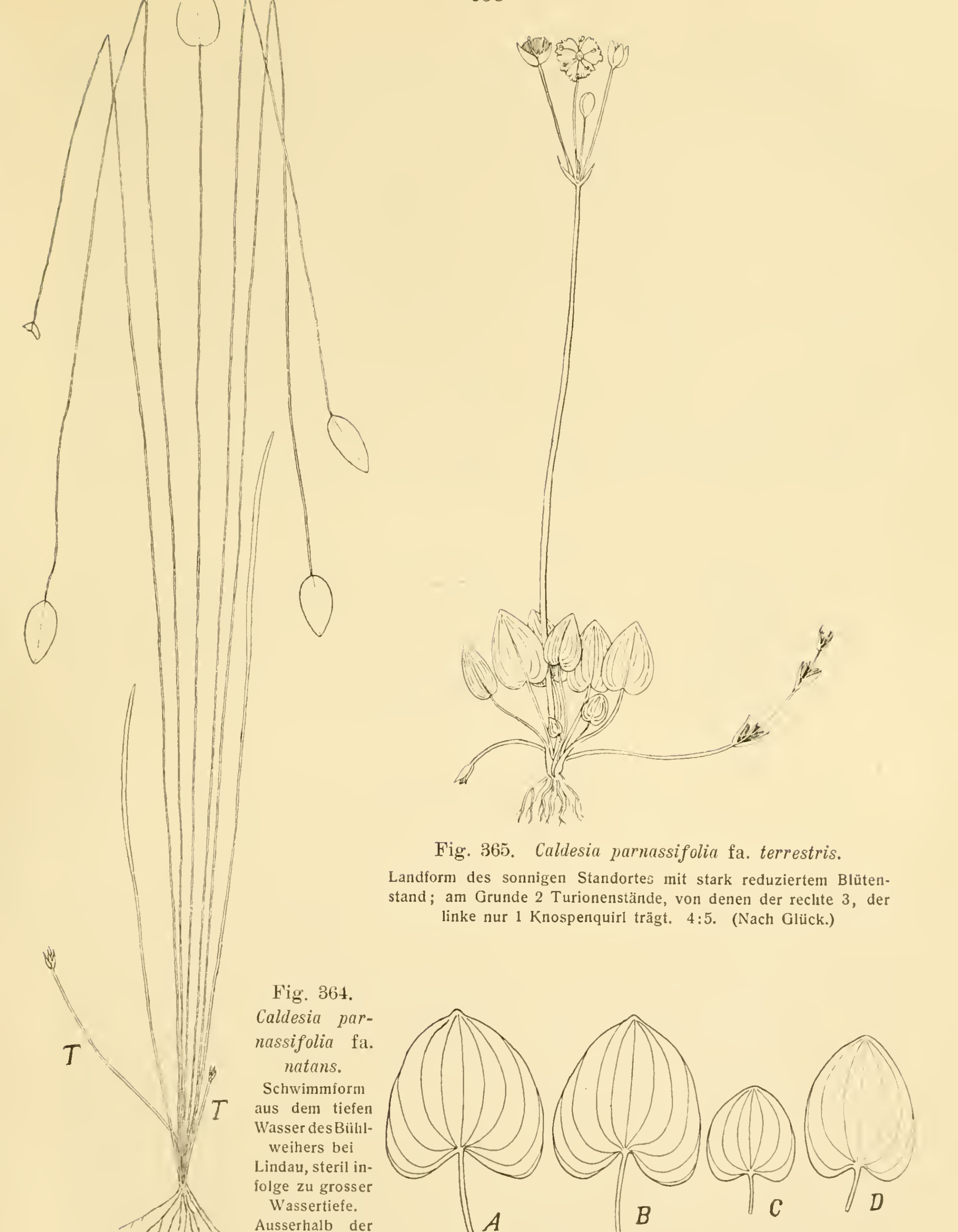


Fig. 365. *Caldesia parnassifolia* fa. *terrestris.*
Landform des sonnigen Standortes mit stark reduziertem Blütenstand; am Grunde 2 Turionenstände, von denen der rechte 3, der linke nur 1 Knospenquirl trägt. 4:5. (Nach Glück.)

Fig. 364. *Caldesia parnassifolia* fa. *natans.* Schwimmform aus dem tiefen Wasser des Bühlweihers bei Lindau, steril infolge zu grosser Wassertiefe. Ausserhalb der primitiv ausgebildeten Schwimmblätter 2 lineale Wasserblätter, am Grunde 2 Turionenstände (T T), von denen der linke reife Turionen trägt. 1:5. (Nach Glück.)

Fig. 366. *Caldesia parnassifolia* fa. *terrestris.*
Schwimmblattformen: A—C von einer Landschattenpflanze, D von einer Landsonnenpflanze. 2:3. (Nach Glück.)

Optimum charakteristisch sind, noch wohl ausgeprägte Landformen und Wasserformen bildet.

Elisma natans besitzt eine aufrecht im Boden stehende, mit Adventivwurzeln versehene, sehr dünne Grundachse, welche eine Rosette von Blättern hervorbringt und von unten her bald abstirbt. Ihre Internodien sind in der Regel kurz, aber bei Überdeckung der Pflanze mit Sand oder Schlamm im stande, sich bedeutend zu strecken und dadurch die Pflanze vor Erstickung zu bewahren. Das oberste Laubblatt trägt in seiner Achsel eine Verjüngungsknospe, die bald eine Blattrosette bildet; das nächstobere Blatt kann eine Vermehrungsknospe tragen. Über der Laubblattrosette wächst die Hauptachse zu einem dünnen, aus langen Internodien bestehenden, niederliegenden und blütentragenden Stengel aus, der bis zu 5 dreizählige alternierende Quirle von scheidenartig zusammengewachsenen Hochblättern trägt, 2 von diesen stützen immer je eine Blüte, das dritte einen wurzelschlagenden Laubspross; der des untersten Hochblattquirles steht immer in der Achsel desjenigen Hochblattes, welches von der Kraftknospe der Grundachse abgewendet ist, und die folgenden sind jedesmal um $^1/_6$ des Stengelumfanges verschoben. Die Laubsprosse werden bald blühbar und bilden eine neue Generation von Pflanzen; auf diese Weise entsteht im Laufe des Sommers eine Menge junger Pflanzen, die sich allmählich dadurch isolieren, dass der dünne,

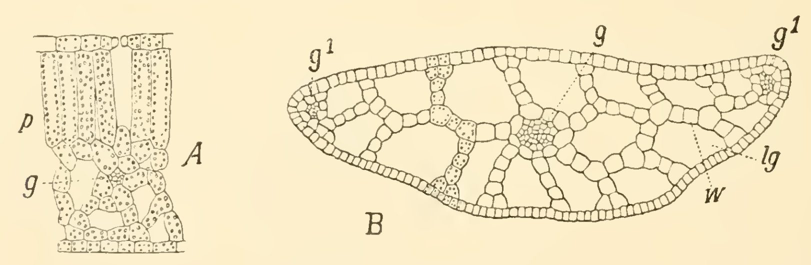


Fig. 367. *Elisma natans.*

A Querschnitt durch eine Schwimmblattspreite; p Palissadenzellen, g Gefässbündel. 100:1. B Querschnitt durch ein Bandblatt; lg Luftgänge, w Wände zwischen diesen, g mittleres, g^1 seitliche Gefässbündel. 45:1. (Nach Raunkiaer.)

sie ursprünglich verbindende Stengel zu Grunde geht. Den Stengeln fehlt ein mechanisches Gewebe, deshalb legen sie sich, wenn sie nicht fluten können, schlaff auf den Boden (**154**).

S c h w i m m f o r m e n: *E. natans* a) forma *typicum* Aschers. et Gr., b) forma *repens* Aschers. et Gr. Die Schwimmblattformen, die das Wachstums-Optimum charakterisieren, finden sich in etwa 10—20 (35) cm tiefem Wasser vor. Sie führen den Winter über — sofern ein Einschluss durch Eis nicht stattfindet — als untergetauchte Wasserblattformen ihre Existenz und produzieren nur lineale Bandblätter. Ihr unterster und mittlerer Teil ist verhältnismässig dick und enthält 2 Reihen von Luftkammern unmittelbar unterhalb der beiderseitigen Epidermen. Diese haben keine Spaltöffnungen, ihre Zellen, sowie die Zellen der Wände der Luftkammern enthalten Chlorophyllkörner. Gegen die Spitze werden die Bandblätter allmählich dünner, enthalten nur noch eine Lage von Luftkammern, und zugleich beginnt unter der Epidermis der Oberseite eine Lage von Chlorophyllzellen sich auszubilden. Wie die Stiele der Schwimmblätter, so besitzen auch die Bandblätter 3 schwache Gefässbündel, eines in der Mitte, eines an jedem Rande (Fig. 367 B).

Entstehen die Schwimmformen durch Umbildung von Bandblattformen, so kommen in der Regel ein bis einige submerse Übergangsblättchen mit zarter

rudimentärer Spreite und abgeflachtem Blattstiel zum Vorschein. Die zunächst auf dem Wasserspiegel erscheinenden Schwimmblattspreiten weisen im Vergleich zu den später erscheinenden eine primitive Ausbildung auf; sie sind lanzettlich bis länglich und nach der Basis allmählich zugespitzt (Fig. 368 A—D). Sowohl die linealen Wasserblätter als auch die erst gebildeten Schwimmblätter pflegen mit dem Erscheinen der definitiven Schwimmblätter zu Grunde zu gehen. Diese werden 10—74 cm lang und besitzen eine breit-elliptische, an Spitze und Basis stumpf abgerundete Spreite (Fig. 368 F, G). Die Blattoberseite ist stark glänzend, dunkelgrün und schwer benetzbar; die Stiele haben einen rundlichen Querschnitt mit leise angedeuteter Dorsiventralität. Auf der Epidermis der Oberseite sind zahlreiche, auf der Unterseite gar keine Spaltöffnungen vorhanden; an der Oberseite liegt eine Schicht von sehr langgestreckten Palissadenzellen, an der Unterseite ausserordentlich lockeres Chlorophyllparenchym (Fig. 367 A). Die Übergangsformen zwischen Schwimm- und Bandblättern zeigen auch im anatomischen Bau der Spreite eine vermittelnde Struktur (154).

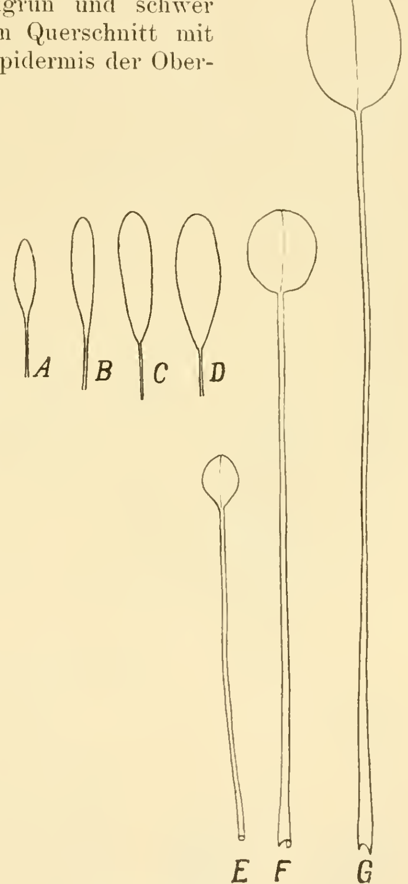


Fig. 368. *Elisma natans*, Schwimmblätter.
A—D primitive Spreiten der zuerst gebildeten Schwimmblätter, E schwimmendes Deckblatt, F G grundständige definitive Schwimmblätter. 2:3. (Nach Glück.)

Die Blütenstände von *Elisma* besitzen, wie schon vorher (S. 634) erwähnt, eine im Wasser flottierende Achse, die mit Hilfe von kleinen Schwimmblättchen in einer bestimmten Lage fixiert wird, indem an jedem Stengelknoten der elastischen und fadendünnen Achse 0—3 Schwimmblättchen und 1—2 langgestielte Blüten gebildet werden. Diese Schwimmblättchen rühren zum Teil her von einem kleinen Laubspross, der in der Achsel eines der drei Hochblätter neben den Blüten zur Entwicklung kommt, zum Teil sind es die Hochblätter selbst, die sich nach oben zu in eine schwimmende Spreite fortsetzen. Das Nähere über den morphologischen Aufbau der Blütenstände ist oben auf S. 588 besprochen worden.

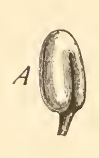
Die Stengel zeigen unterhalb der Epidermis zuerst eine zusammenhängende Zellschicht, nachher ein sehr lockeres Gewebe mit 2 bis mehreren Kreisen von Luftgängen, in der Mitte ein dichteres Saftparenchym mit 3 darin eingebetteten grösseren und 3 mit ihnen abwechselnden zarteren Gefässbündeln, die von stärkeführenden Zellen umgeben sind (154).

Ganz entsprechend dem jeweiligen Wasserstand können sich die flottierenden Blütenstände früher oder später an den Stengelknoten festwurzeln. Lebt die Pflanze in ganz seichtem Wasser, so geschieht dies sehr schnell, es entstehen richtige Ausläufer, und die einzigen Blattorgane, welche die Pflanze sowohl an der Hauptachse als auch an allen Seitenachsen erzeugt, sind Schwimmblätter. Die Blütenstiele sind bei solchen Formen oft beträchtlich lang und steigen dann direkt vom Boden auf. Solche Formen werden bezeichnet als *Elisma natans*

forma *repens* Aschers. et Gr. Lebt die Pflanze jedoch in tieferem Wasser, so produziert die Hauptachse entsprechend lang gestielte (30—52 cm, selten bis 74 cm) Schwimmblätter, neben denen lineale Wasserblätter den Sommer über fortbestehen. Die Blütenstände bleiben dann frei schwimmend im Wasser suspendiert und produzieren an ihren Stengelknoten neben kleinen Schwimmblättern, die denen der Hauptachse gleichen, isolierte Blüten. Die Blütenstände sinken später zu Boden, wo sie sich an den einzelnen Stengelknoten festwurzeln; aus den angewurzelten Tochtersprossen entstehen selbständige Individuen. Abgesehen von den im Wasser schwimmenden Blütenständen erzeugt die Pflanze gleichzeitig vegetative Ausläufer, die morphologisch den Blütenständen äquivalent sind, sich aber von vornherein vegetativ entwickeln und an ihren Stengelknoten nur lineale Wasserblätter erzeugen. Zwischen diesen Ausläufern und den echten Blütenständen gibt es eine endlose Reihe von Übergangsformen, auf die jedoch hier nicht näher eingegangen werden soll. (G.)

Die aufrecht stehenden Blüten sind im Bau denen von *Alisma* sehr ähnlich, zwitterig und in der Regel homogam. Die 3 rundlichen, bis 3 mm langen, mit einem breiten Hautrande versehenen Kelchblätter sind nach hinten zurückgeschlagen, die 3 rundlichen bis fast nierenförmigen Kronblätter werden bis gegen 10 mm lang und bilden mit einander eine Schaufläche von 12—15 mm Durchmesser. Sie sind weiss mit wasserfarbenen Adern und goldgelbem Grunde, an der Basis tragen sie eine schwielenartige Verdickung. In der Mitte der Blüte stehen 6—15 spiralig angeordnete Pistille von grüner Farbe mit Narben, die auf einem sehr kurzen und dicken Griffel sitzen, um sie herum die 6 Staubblätter in ziemlich aufrechter Stellung, deren goldgelbe Antheren sich ringsum mit Pollen bedecken. Sie überragen die Narben ein wenig, sind aber seitlich so weit von ihnen entfernt, dass spontane Selbstbestäubung verhindert erscheint. In einzelnen Fällen fand Raunkiaer (154) die Narben entwickelt, ehe die Antheren sich öffneten. Aussen zwischen den Pistillen befinden sich kleine Zäpfchen, die vielleicht als Nektarien fungieren; mit Sicherheit ist Nektarausscheidung in den Blüten nicht festgestellt. Ich sah sie (Münchener botan. Garten, 2. September 1896) von Fliegen besucht.

Die Blüten der Schwimmformen von *Elisma natans* gelangen regelmässig zur Fruchtbildung. Sowie einmal die Befruchtung stattgefunden hat, biegt sich der Blütenstiel, der zuvor die Blüte senkrecht über den Wasserspiegel erhob, hakenförmig nach unten, damit unter Wasser die Frucht ausreifen kann. Die reifen Teilfrüchtchen (Fig. 369 B) haben an der Basis einen kurzen Stiel, tragen an der Spitze den kurzen Griffel und sind länglich ellipsoidisch, seitlich zusammengedrückt, mit 12—15 Längsrippen versehen und von brauner Färbung. In der Fruchthöhle befindet sich ein grundständiger, ellipsoidischer, von einer dünnen bräunlichen Testa umschlossener Same (Fig. 369 A), welcher hier aus einer Samenanlage hervorgegangen ist, die im Gegensatz zu den anderen *Alismaceen* ihre Mikropyle der Placenta zuwendete. Die Fruchtwand zeigt einen lockeren, aber doch für den Schutz des Samens genügend festen Bau. An ihre innere Epidermis lehnen sich der Länge nach verlaufende, kräftige Sklerenchymstränge, welche aus langen, stark verdickten Faserzellen bestehen, sich an der Spitze der Frucht vereinigen und an ihrer Basis zu einem Ringe zusammenschliessen; sie bilden ein festes Gerüst, welches den dünnwandigen Teilen der Fruchtwand einen festen Halt verleiht. Zwischen den Sklerenchymsträngen verläuft je ein Luftgang, der von einer Schicht von dünnwandigem Parenchym umgeben ist, und solches füllt auch den Raum zwischen



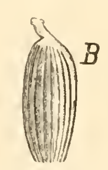


Fig. 369. *Elisma natans.*
A Same, B Teilfrucht; 5:1.
(Nach Buchenau.)

den Sklerenchymsträngen und der äusseren Epidermis aus. Der Bau der Samenschale und des Embryos ist ganz ähnlich wie bei *Alisma plantago* (16). Nach K. Ravn (155) sind die Früchtchen schwerer als Wasser, Raunkiaer (154) fand die meisten etwas leichter, jedenfalls ist aber ihre Schwimmfähigkeit, wenn überhaupt vorhanden, nicht gross. Vielleicht hängt damit die beschränkte Verbreitung zusammen, welche die Pflanze aufweist. (K.)

Wird bei *Elisma natans* das Optimum des Gesamtwachstums nach oben zu überschritten, so findet eine stets zunehmende Reduktion aller Organe statt mit Ausnahme der Blüten und Früchte. Diese Reduktion erreicht wiederum ihren Höhepunkt beim Aufenthalt der Pflanze auf dem Lande; so entstehen

Landformen: *Elisma natans* forma *terrestre* Glück. Sie weisen natürlich auch wieder einige Variation auf, je nachdem das Substrat feucht oder trocken und je nachdem die tägliche Belichtung intensiv oder gemildert ist. Ihr Wachstum beginnt stets mit linealen Primärblättern, sofern sie nicht durch direkte Umbildung einer Schwimmform entstehen. Diese Primärblätter sind natürlich den linealen Wasserblättern homolog. Im Gegensatz zu diesen kommen sie jedoch immer nur in geringer Zahl zum Vorschein, sind stets von kurzer Dauer

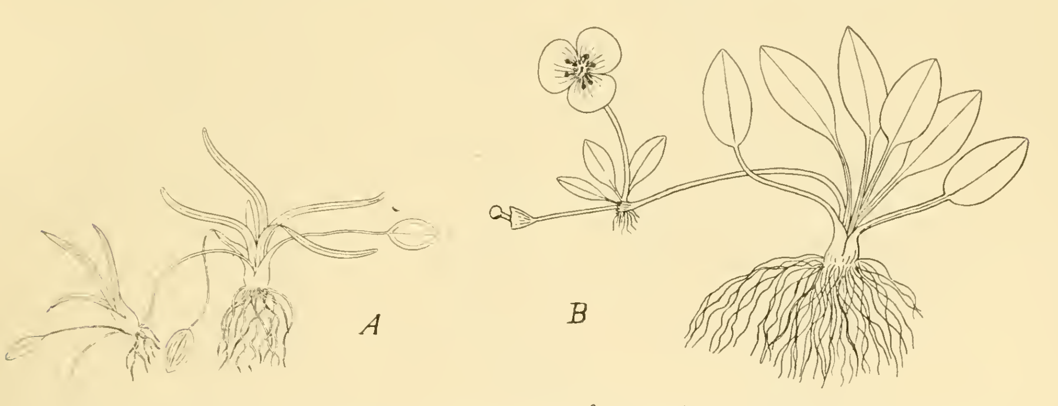


Fig. 370. *Elisma natans* fa. *terrestre*.
A zwei durch ein Internodium noch verbundene Individuen im primären Bandblattstadium. B blühendes Exemplar. 1:1. (Nach Glück.)

und ausserdem auf ein Minimum reduziert; sie werden nur $^1/_5$—$^1/_{15}$ mal so lang und etwa $^1/_2$—$^1/_4$ mal so breit als jene (Fig. 370 A). Auf die Primärblätter folgen zunächst einige Übergangsblättchen, dann die definitiven Spreitenblätter. Auch sie stellen im Vergleich zu den äquivalenten Schwimmblättern Reduktionsformen dar; sie werden nur $^1/_4$ bis $^1/_{12}$ mal so lang wie diese. Zudem ist die Spreite der Luftblätter stets nach oben zugespitzt, die Schwimmblattspreite dagegen an beiden Polen breit abgerundet. Der Luftblattstiel ist ziemlich steif, im Querschnitt halbkreisförmig und deutlich dorsiventral, während der Schwimmblattstiel weich und elastisch, im Querschnitt fast rund ist. Die Blütenstände der Landform entwickeln sich stets in Gestalt von kleinen, sich anwurzelnden Ausläufern die nur $^1/_4$—$^1/_{15}$ mal so lang werden, wie die flottierenden Blütenstände der Schwimmform (Fig. 370 B). Erstere werden 4—12 cm, letztere 70—76 cm lang. Die Blütenbildung der Landform ist im Vergleich zu derjenigen der Schwimmform äusserst spärlich; die Blüten kommen an den Stengelknoten nur ganz isoliert zum Vorschein, an dem sich noch je 2—5 kleine Laubblättchen entwickeln; sie sind den Schwimmblättern äquivalent, welche den Blütenstand im Wasser fixieren. Die Blüten der Landform setzen stets normale Früchte an und ihr Stiel krümmt sich nach stattgehabter Befruchtung hakenförmig nach unten.

Wasserblattformen: *Elisma natans* forma *sparganiifolium* Fr. Am natürlichen Standort setzt *E. natans* infolge der im Herbst eintretenden Kälte, ausschliesslich durch lineale Bandblätter, die sowohl an der Mutterachse als auch an den Stengelknoten sämtlicher Seitenachsen stehen, seine vegetative Tätigkeit den Winter hindurch fort (Fig. 371). Auch den ganzen Sommer über kann *E. natans* eine Existenz als Wasserform führen, wie die von mir angestellten Kulturversuche gezeigt haben. Mit zunehmender Wassertiefe findet eine stete Streckung der Schwimmblätter statt, die bis zu einer bestimmten Grenze reicht (74 cm); gleichzeitig werden die Schwimmblätter immer spärlicher und damit geht eine stets fortschreitende Entwicklung der Wasserblätter Hand in Hand, die sowohl an Zahl als auch an Grösse successive zunehmen. Sie erreichen etwa in 40 cm tiefem Wasser ihre grössten Dimensionen und bilden in 70—80 cm tiefem Wasser überhaupt die einzigen Blattorgane.

Fig. 371. *Elisma natans* fa. *sparganiifolium.*
Die Hauptachse, welche mit den längsten und breitesten Blättern besetzt ist, hat nach rechts 2, nach links 1 Ausläufer mit kleinen, am Grunde wurzelnden Laubsprossen getrieben. 2:5. (Nach Glück.)

Elisma natans kann als submerse Bandblattform im tiefen Wasser noch zur Blütenbildung schreiten. Die Blütenstände nehmen dann eine senkrechte Stellung ein und erreichen im günstigsten Fall nur mit ihren obersten Tochtersprossen noch den Wasserspiegel, während an den unteren Tochtersprossen nur lineale Bandblättchen gebildet werden. Es gelingt nicht immer den Blüten, sich noch über den Wasserspiegel emporzuschieben. Sie können untergetaucht bleiben und sich unter Wasser vollständig öffnen. Indessen ist mehrfach, und zwar zuerst von Axell, die Beobachtung gemacht worden, dass submerse Blüten sich mitunter gar nicht öffnen, sondern „hydrokleistogam“ sind (6, 73, 95, 62); Raunkiaer sah solche Blüten sich nur halb so weit öffnen wie normale (154). Fruchtansatz wurde bei unter Wasser entwickelten Blüten noch nicht beobachtet.

Kultiviert man die Wasserblattformen in einer Wassertiefe von 150—400 cm, so kommt ein neuer Reduktionsprozess zur Geltung, indem nicht nur die Bandblattgrösse sondern auch die Vegetationsdauer der Bandblattformen allmählich verringert wird. *Elisma natans* kann in 4 m tiefem Wasser nur noch als Kümmerform und nur noch für eine bestimmte Zeitdauer seine Existenz weiterführen, um dann zu Grunde zu gehen. Die nachfolgende Tabelle zeigt die Anpassungsfähigkeit der Bandblätter an verschiedenartige Medien für *Elisma* und auch für *Caldesia* auf Grund vieler Messungen.[1])

Entwicklung der Bandblätter in verschiedener Wassertiefe.

Wassertiefe	*Caldesia parnassifolia*	*Elisma natans.*
0 cm	1,2—1,5 cm / 1 mm	1—2,5 cm / 0,5—2 mm
6—10 cm		4—12 cm / 2—3 mm
20 cm	3,5—6 (11) cm / 1,5—2,5 mm	
25—40 cm		18—37 cm / 2—3 (5) mm
30—60 cm	5—28 cm / 3—5 mm	
65—70 cm		4—15 (24) cm / 1,5—3 mm
90—150 cm	39—63 cm / 3,5—5,5 mm	
150 cm		4—10 cm / 1,5—2,2 mm
300 cm		6—14 (24) cm / 1—2 mm
400 cm		4—12 (14,5) cm / 0,6—2 mm

Es bildet also *Caldesia* in 90—150 cm tiefem Wasser, *Elisma* in 40 cm tiefem Wasser die stattlichsten Bandblätter. (G.)

Gruppe III.

6. Alisma graminifolium Ehrh.

Wie *Alisma plantago* unter den europäischen Arten diejenige ist, welche am meisten dem Landleben angepasst erscheint, so *A. graminifolium* diejenige, welche am meisten dem Wasserleben angepasst ist.

[1]) Die oberhalb des Horizontalstriches stehenden Ziffern geben die Blattlänge in cm, die unterhalb desselben stehenden die Blattbreite in mm an. Die oberste Horizontalrubrik, die mit 0 cm Wassertiefe bezeichnet ist, entspricht natürlich der ausserhalb des Wassers lebenden Pflanze.



Fig. 372. *Alisma graminifolium* fa. *angustissimum.*

Sehr stattliches Exemplar, das in 70—80 cm tiefem Wasser kultiviert wurde. 1:6. (Nach Glück.)

Die Wasserformen: *Alisma graminifolium* forma *angustissimum* Aschers. et Gr. (Fig. 372) siedeln sich in der freien Natur wohl am häufigsten in 50—70 cm tiefem Wasser an, und man wird zunächst diesen Standort als das Optimum für die Gesamtentwicklung der Pflanze ansehen dürfen. Die hierher gehörigen Formen tragen als die wichtigsten Assimilationsorgane grosse submerse Bandblätter, neben denen allerdings nicht selten einzelne emerse Blätter mit stark verschmälerter Spreite vorkommen. Jedes Individuum erzeugt eine grössere Anzahl Bandblätter, die bei besagter Wassertiefe 30—86 cm (selten 127 cm) lang und (4) 5—15 (selten bis 18) mm breit werden.[1]) Die zuerst gebildeten Bandblätter sind stets flach mit glatter Oberfläche und zeigen so gut wie keine Dorsiventralität. Mitte bis Ende Juli erlangen die Bandblätter ihre Hauptentwicklung und lassen nun oft einen etwas schmäleren unteren und breiteren oberen Blatteil erkennen, welch letzterer zudem leicht rinnenförmig gebogen sein kann. Dazu kommt, dass die Blattoberseite häufig etwas wellig und unregelmässig ist, mitunter findet man ein bis mehrere Wasserblätter an einem Individuum mehr oder minder stark korkzieherartig gedreht; diese Windung kann bei demselben Blatt entweder nur nach ein und derselben Richtung oder nach zwei verschiedenen Richtungen hin statt-

[1]) Die stattlichsten Wasserformen, die ich bis jetzt kennen lernte, beobachtete ich im Jahre 1906 (23. Aug.) in einem Altwasser direkt neben dem Rhein in etwa 80 cm tiefem Wasser bei Neufreistätt unfern von Strassburg. Die Wasserblätter, die hier ausschliesslich vorhanden waren, hatten die stattliche Länge von 96—127 cm und eine Breite von 14—18 mm. Zudem zeigten mehrere der grössten Blätter die oben beschriebenen korkzieherartigen Windungen. Alle Pflanzen bildeten grosse umfangreiche Blütenstände. Das Wasser hatte an dieser Stelle — die nahe der Verbindung zwischen dem Fluss und dem Altwasser liegt — eine leichte Strömung, die möglicherweise die Pflanze mechanisch zu besonders üppigem Wachstum reizte.

finden, was ich besonders schön an solchen Individuen beobachtete, die an einer Stelle mit schwacher Strömung wuchsen. (Vergl. die Anm. S. 640.) Im stehenden Wasser meiner Kulturen bemerkte ich allerdings auch nicht selten Andeutungen von solchen Windungen.

Die Blütenstände erlangen bei submersen Formen eine Höhe von 80—130 cm, wobei ein oder zwei Blütenstände auf ein Individuum kommen. Sie sind habituell genau ebenso gebaut wie diejenigen von *Alisma plantago*, nur ist die eigentliche Blütenrispe im Durchschnitt kürzer. Sie erreicht eine Länge von 15—20 (45) cm, wobei ihre Achse 5—7 Etagen von Rispenästen 1. Ordnung trägt, die ebenfalls aus dreizähligen und alternierenden Hochblattquirlen entspringen. Bei besonders grossen Blütenrispen bleiben die unteren Äste stets noch vom Wasser umspült. Die Blüten unterscheiden sich nur durch die früher (S. 601) angegebenen Merkmale von denen von *A. plantago*. Die Blütenrispe kann mitunter verschiedenartige Krümmungen aufweisen, eine Erscheinung, die zu der Bezeichnung *arcuatum* geführt hat. Dann findet man in der Regel die Äste und auch die Blütenstiele sichelförmig nach unten zu gebogen, seltener weist auch der Stiel des Blütenstandes eine ähnliche Krümmung auf. Wie Kulturversuche zeigten (18), treten solche Krümmungen allemal dann auf, wenn der Wasserspiegel zu sinken beginnt; ihre ökologische Bedeutung besteht offenbar darin, ein zu rasches Emportauchen des Blütenstandes der noch in Entwicklung begriffen ist, und damit auch ein frühzeitiges Absterben desselben zu verhindern. (G.)

Die Blüteneinrichtung der normalen, an der Luft entwickelten Blüten stimmt höchst wahrscheinlich mit der von *A. plantago*, von dem *A. graminifolium* meistens nicht streng unterschieden worden ist, überein. Die auf dickeren und steiferen Stielen stehenden Blüten haben länger bleibende, dunkler rötlich gefärbte Kronblätter, die nur $1^1/_2$ mal so lang sind, wie die Kelchblätter. Die Staubblätter und Antheren sind kürzer als bei *A. plantago*, die Griffel, welche grob papillöse Narben tragen, erheblich kürzer als der Fruchtknoten und hakig nach aussen umgebogen (Fig. 331, S. 601). Durch diese Gestalt und Stellung der Geschlechtsorgane scheint das Eintreten von spontaner Selbstbestäubung sehr erleichtert. Die Teilfrüchtchen (Fig. 373) sind regelmässig zu einem stumpfdreieckigen oder fast rundlichen Köpfchen angeordnet, bräunlich gefärbt und auf der Rückenseite mit 2 Längsfurchen versehen; in Bezug auf die ökologischen Verhältnisse sind Unterschiede gegenüber *A. plantago* nicht bekannt. (K.)

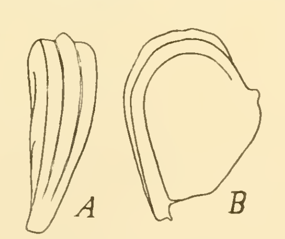


Fig. 373. *Alisma graminifolium.* Teilfrucht A vom Rücken, B von der Seite. 10:1. (Original Kirchner.)



Fig. 374. *Alisma graminifolium* fa. *angustissimum.* Keimlingspflanze aus 70 cm tiefem Wasser mit völlig submersem, reduziertem Fruchtstand. 1:4. (Nach Glück.)

Wird das Optimum des gesamten Wachstums nach unten zu überschritten, was in 65—80 cm Wassertiefe bei nicht besonders starken Individuen schon häufig der Fall ist, so findet auch da noch die Entwicklung von Blütenständen statt, die aber untergetaucht bleiben, und sich der submersen Lebensweise anpassen. Solche Blütenstände erreichen zwar noch eine Länge von 20 bis 40 cm, aber ihre Seitenachsen bleiben kurz und schwach verzweigt (Fig. 374); die Rispenäste sind in der Regel nach vorwärts gerichtet, was offenbar durch das Lichtbedürfnis der Blüten verursacht wird. Die submersen Blütenstände bringen ganz normale Blüten und Früchte zur Entwicklung. Die Blüten können sich bei starker Belichtung von oben ganz öffnen und breiten wie gewöhnlich ihre zarten Perigonblätter aus, dabei bleiben sie stets von einem Luftbläschen umschlossen. Bei schwacher Belichtung — z. B. bei bewölktem Himmel — öffnen sich die Blüten nur zur Hälfte, schliessen aber auch da allemal ein Luftbläschen ein. Die aus derartigen Blüten sich bildenden Früchte unterscheiden sich keineswegs von solchen, die sich in der Luft bilden; es findet also offenbar Selbstbefruchtung unter Wasser statt.

Nimmt die Wassertiefe noch mehr zu, so findet eine allmähliche Reduktion der Bandblattform statt. Die von mir in 2—4 m tiefem Wasser angestellten Kultur-Versuche (18) ergaben folgendes Resultat: Jegliche Blüten- und Fruchtbildung wird unterdrückt. Die Pflanze bleibt auf dem Bandblattstadium stehen, wobei mit zunehmender Wassertiefe eine fortschreitende Reduktion der Bandblattgrösse und eine Abkürzung der Vegetationsdauer überhaupt eintritt. Es mag die kleine nachfolgende Tabelle eine nähere Vorstellung geben von dem Variieren der Bandblattgrösse unter dem Einfluss des jeweiligen Mediums.[1])

Entwicklung der Bandblätter von *Alisma graminifolium* bei verschiedener Wassertiefe.

Wassertiefe	Bandblattgrösse
0 cm	2—7 cm 1,5—3 mm
20—50 cm	30—50 cm 5—8 mm
70—80 cm	45—86 (127) cm 4—15 (18) mm
200 cm	28—90 cm 2,5—3,5 (4,5) mm
300 cm	30—62 (70) cm 1,5—4 mm
400 cm	30—55 cm 1,8—3 (4,5) mm

Seichtwasserformen: *A. graminifolium* fa. *typicum* (Beck) (Fig. 375). Wird das Wachstumsoptimum nach oben zu überschritten, das Wasser also allmählich seichter, so findet eine stets zunehmende Reduktion der Bandblattbildung statt, die sowohl die Blattgrösse als auch die Vegetationsdauer betrifft; als Ersatz gelangen vertikal stehende emerse Blätter zu immer reichlicherer Entwicklung. Dabei findet Verkürzung der Blütenstände statt, während die eigentliche Blütenrispe oft an Umfang zunimmt. Auch bei der Seichtwasserform kommen mit beginnender Blattentwicklung im Frühling zunächst submerse Bandblätter zum Vor-

[1]) Vgl. die Anm. S. 639.

schein, die meist 15—50 cm lang und 3—8 mm breit sind. Ihre Grösse, Zahl und Vegetationsdauer variiert ganz entsprechend der jeweiligen Wassertiefe. Als zweite Blattgeneration erscheinen die emersen Blätter. Sie bilden entweder die



Fig. 375. *Alisma graminifolium* fa. *typicum;* Seichtwasserform.
Die Pflanze trägt 7 gestielte emerse Blätter, deren Spreiten sich über das Wasser erheben, und eine sehr grosse pyramidale Rispe (zu vergleichen mit derjenigen der in Fig. 372 dargestellten Wasserform). 1:6. (Nach Glück.)

einzigen Assimilationsorgane der Pflanzen (Fig. 375) oder es finden sich neben ihnen gleichzeitig noch wenige lineale Wasserblätter vor. Im allgemeinen er-

scheinen die emersen Blätter, je seichter das Wasser ist, um so zahlreicher, um so länger ist ihre Vegetationsdauer, und um so kürzer sind sie selbst; das um-



Fig. 376. *Alisma graminifolium* fa. *terrestre.*
4:5. (Nach Glück.)

gekehrte tritt bei zunehmender Wassertiefe ein. Sie erreichen eine Gesamtlänge von 30—72 cm. Das erste auf die Wasserblätter folgende emerse Blatt besitzt

oft eine spatelige Spreite, sonst aber ist diese länglich bis schmal lanzettlich und an der Basis allmählig in den Stiel zusammengezogen (Fig. 375). Bald ist sie flach, bald in verschiedener Weise verbogen, bald leicht spiralig gedreht, bald etwas rinnenförmig zusammengebogen, mitunter auch in einem stumpfen Winkel zum Blattstiel stehend. Bei den äquivalenten emersen Blättern des *A. plantago* habe ich etwas derartiges nie beobachtet. Die Luftspreite des *A. graminifolium* wird 8—12 (selten 16) cm lang und 1—3,5 cm breit. Die Unterseite der Spreite lässt die Mittelrippe stark hervortreten und beiderseits von ihr noch je 3 zarte bogige Seiten-Nerven erkennen. Die Oberseite ist stets dunkelgrün und glänzend, die Unterseite heller und matt. Der Blattstiel ist nahezu rundlich und zeigt nur noch eine schwache Dorsiventralität; in der Mitte wird er 3—12 mm dick.

Gleichzeitig mit der Entwicklung der emersen Blätter pflegt auch diejenige der Blütenstände stattzufinden. Es können von einem Rhizom je 1—4 gebildet werden, die entsprechend der jeweiligen Wassertiefe 30—70 cm hoch werden, wobei der Stiel des Blütenstandes 2—5 mal so lang wird als die zugehörige Rispe. Die Äste der Blütenrispe können sichelförmig zurückgekrümmt sein, was meistens dann der Fall ist, wenn das Wasser allmählig zu sinken beginnt. Solche Blütenstände, welche am Ende der Saison auftreten, erlangen oft nur eine kümmerliche Entwicklung und bleiben in der Regel ganz submers.



Fig. 377. *Alisma graminifolium* fa. *terrestre*.
Jugendliches, auf dem Bandblattstadium stehendes Exemplar mit rosettenförmig ausgebreiteten Blättern und mit dem Rhizom noch anhaftenden vorjährigen Blütenstandsstielen. 2:3. (Nach Glück.)

Wenn die Seichtwasserform ihr Wachstum abzuschliessen beginnt, so pflegen auf die Luftblätter zumeist noch 2—3 kümmerliche submerse lanzettliche Blättchen mit zarter Spreite zu folgen. Zieht sich das Wasser ganz vom Standort zurück, so erreicht die Reduktion aller Organe ihren Höhepunkt und es entstehen

Die Landformen: *A. graminifolium* forma *terrestre* Glück (= *A. arcuatum* Michalet) (Fig. 376). Diese habe ich jahrelang im botanischen Garten kultiviert und zwar stets mit gleich günstigem Erfolg; sie stimmten in allen wesentlichen Punkten stets überein mit der von Michalet als *A. arcuatum* bezeichneten Pflanze, von welcher mir Original-Exemplare des Autors vorliegen.[1])

An Stelle der linealen Wasserblätter entwickeln sich bei ihr kleine lineale Blättchen (Primärblättchen), die etwa $^1/_{10}$ bis $^1/_{18}$ mal so lang und $^1/_3$ bis $^1/_6$ mal so breit sind als die submersen Bandblätter; die Zahl dieser Primärblätter (Fig. 377) beträgt 5--12. Sie werden 2—7 cm lang und 1,8—3 mm breit. Die Oberseite ist flach und zeigt — so besonders an den älteren Blättern — eine feine mediane Linie. Die Blätter sind beiderseits gleichmässig mattgrün und nur mässig gut benetzbar. An Stelle der langstieligen emersen Blätter, die ja bei Wasserformen ganz ausbleiben können, entwickeln sich Luftblätter, die nur $^1/_4$ bis $^1/_6$ mal so lang sind als erstere (Fig. 379). Sie werden 5—19 (meist 12—15) cm lang. Ihr Blattstiel ist $1—1^1/_2$ $(2^1/_2)$ mal so lang als ihre Blattfläche. Die Spreite ist

---

[1]) Durch gütige Vermittlung des Herrn Professor Dr. Ant. Magnin in Besançon bin ich in den Besitz solcher Exemplare gelangt.

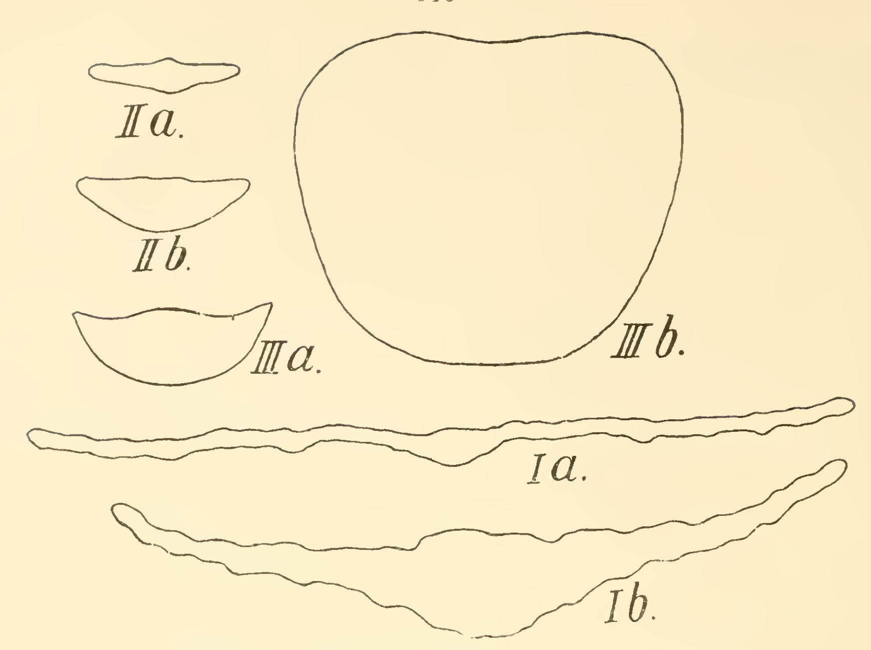


Fig. 378. *Alisma graminifolium,* Blattquerschnitte.

I submerses Blatt, das in einer Kultur in 80 cm tiefem Wasser gewachsen war; a Querschnitt durch den oberen, b durch den mittleren Teil. II lineales Primärblatt der fa. terrestre; a Querschnitt durch den oberen, b durch den mittleren Teil. III a Querschnitt durch die mittlere Partie des Blattstieles eines Spreitenblattes der fa. terrestre; III b Querschnitt durch den mittleren Teil des Blattstieles der fa. typicum. 10:1. (Nach Glück.)

Fig. 379.

Alisma graminifolium fa. *terrestre.* Verschiedenartige Blattformen. 1 : 2. (Nach Glück.)

breit eiförmig bis länglich lanzettlich, nur bei kümmerlichen Blättern schmallanzettlich; sie wird 3—10 (meist 5—7) cm lang und 5—38 (meist 10—20) mm breit; oben ist sie mehr oder minder zugespitzt oder abgestumpft, unten stets in den Blattstiel zusammengezogen, nie aber von dem Stiel scharf abgesetzt oder gar herzförmig, wie das häufig bei *A. plantago* der Fall ist. Auf der Blattunterseite springt der Mittelnerv deutlich hervor, beiderseits von ihm verlaufen je 2—3 bogige Seitennerven. Die Oberseite des Blattes ist dunkelgrün und sehr schlecht benetzbar, die Unterseite heller grün und mässig benetzbar. Der Blattstiel der Luftblätter wird 1—3,5 mm breit und ist im Vergleich zu demjenigen der emersen Blätter stark verkürzt und verschmälert, auch lässt er eine deutliche Dorsiventralität erkennen; er ist halbstielrund, mit zwei deutlichen Kanten und oft oberseits mit 2 Rinnen versehen.

Die Blütenstände werden nur $^1/_2$ bis $^1/_8$ mal so lang als bei den äquivalenten Wasserformen. Ihre Höhe beträgt 10—60 (meist 20—30) cm, wobei der untere Teil des Rispenstieles eine Dicke von 2—4 mm hat. Weitaus die Mehrzahl aller Blütenstände meiner Kultur-Exemplare war gleich bei dem ersten Sichtbarwerden gerade gestreckt und behielt auch bis zum Ausreifen der Früchte eine straff aufrechte Haltung bei. Nur wenige von ihnen zeigten während ihrer ersten Entwicklungsperiode, wo sie etwa 6—12 cm lang waren, eine mehr oder weniger starke Abwärtskrümmung, aber auch sie nahmen später eine straff aufrechte Haltung an. Anders jedoch verhielt es sich mit Individuen, die genötigt wurden, innerhalb eines Sommers erst unter dem Wasser und dann auf dem Lande ihre Existenz zu führen.[1]) Bei derartigen Exemplaren beobachtete ich neben wenigen aufrechten, normalen Blütenständen zunächst solche, deren Rispenstiel kurz vor seinem Eintritt in die Rispe etwa in einem Winkel von 30^0 abwärts gebogen war, währenddem die Rispenäste sonst keine weiteren Krümmungen aufwiesen. Bei anderen Blütenständen war wohl der Rispenstiel noch aufrecht, aber die Rispenäste bezw. Fruchtstiele waren bogenförmig nach unten gekrümmt. Wieder andere Blütenstände hatten einen sehr kurzen, nur wenige Zentimeter langen Rispenstiel; ihre Rispe legte sich auf den Boden und schmiegte sich ihm bei einigen Exemplaren so an, dass die Rispenäste sich horizontal ausbreiten mussten. Bei diesen Blütenständen waren die einzelnen Teile der Rispe häufig leicht geschlängelt und die Blüten verhältnismässig gross. Alle diese Blütenstände gelangten reichlich zur Fruktifikation. Aus dem bisher mitgeteilten geht zur Genüge hervor, dass eine Krümmung des Blütenstandes dann einzutreten pflegt, wenn ein plötzlicher Standortswechsel vom Wasser- zum Landleben stattfindet.

Auf sehr trockenem Substrat entstehen aus alten Rhizomen Hungerformen, die mit der forma *lanceolatum* Buchenau identisch sein würden.[2]) Ein solches Individuum trägt 5—10 Laubblätter von 2,5—4,5 cm Länge, deren Lamina 15—23 mm lang und 2—6 mm breit wird. Die Blütenstände, von denen 1—2 an einem Exemplar gebildet werden können, bleiben entsprechend kümmerlich, wenigblütig und werden 6—12 cm hoch.

Nur ausnahmsweise kann die Landform von *A. graminifolium,* solange sie noch auf dem Bandblattstadium steht, zur Fruktifikation gelangen; derartige Formen, die offenbar recht selten sind, bleiben jedoch äusserst kümmerlich. Die mir vorliegenden Exemplare tragen 8—10 schmale lineale Laubblätter, die nur 2,5—4,3 cm lang und 1,5—2 mm breit sind und nach unten sich oft verschmälern. Jedes Exemplar bildet nur einen Blütenstand (selten 2), der aufrecht steht oder sich auch horizontal hinlegt; jeder Blütenstand ist nur 3—6 cm lang, trägt

[1]) Entsprechende Kulturversuche sind von mir im botanischen Garten zwischen 6. Juni und 21. August 1901 ausgeführt worden.

[2]) Ich habe solche Formen im Heidelberger botanischen Garten gezüchtet.

2—3 Etagen von Rispenästen, die vorwiegend Blütenstiele sind, und produziert insgesamt nur 8—25 Blüten bezw. Früchte, die im übrigen normalen Bau zeigen.[1])

Mit dem Ausreifen der Früchte findet bei der normalen Landform von *A. graminifolium* häufig ein Rückschlag zur Bandblattform statt, wie ich das besonders schön an einigen Kulturen beobachtet habe; allerdings erreichen solche Bandblätter dann immer nur eine ganz minimale Grösse. Jedes Individuum bildete 1—3 schmale, lineale Blättchen von 1—3,5 cm Länge und 0,5—1,5 mm Breite. Es ist dies deshalb von besonderem Interesse, weil sich *A. graminifolium* dadurch an andere *Alismaceen* in ökologischer Richtung anschliesst, so an *Echinodorus ranunculoides* und *Elisma natans*. Als einzige Ursache eines solchen Rückschlags kommt Mangel an Reservematerial in Betracht, der infolge stattgehabter Fruktifikation sich einstellte. Das kleine der Pflanze noch übrig gebliebene Reservequantum reicht zur Bildung von Laubblättern mit grosser Blattfläche nicht mehr aus und somit schliesst die Vegetation ab mit kümmerlichen Bandblättchen, die den zuerst sich bildenden Primärblättern morphologisch gleichwertig sind.

Sowie einmal die Landpflanze von *A. graminifolium* ihre Früchte ausgereift hat, geht sie bald danach bis auf die nackten Fruchtstände zu Grunde, was bereits Anfang bis Mitte August geschieht. Schon Grenier und Godron[2]) und später Čelakovský (11) haben auf diese ökologische Eigentümlichkeit hingewiesen. Sie hängt nicht nur mit dem raschen Ausreifen der Früchte bei Landformen zusammen, sondern auch damit, dass die Pflanze in ihrer ganzen Lebensweise dem Aufenthalt im Wasser angepasst ist, während der Aufenthalt auf dem Lande als ein recht ungünstiger Standort bezeichnet werden muss.

10. Familie. **Butomaceae.**

(Bearbeitet von T. W. Woodhead und O. Kirchner.)

Wichtigste spezielle Literatur:[3])

1. Ascherson, P. und Graebner, P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Bd. 1. Leipzig 1896.
2. Buchenau, F. Über die Blütenentwicklung von Alisma und Butomus. Flora, Bd. 15, 1857. S. 241 f.
3. — — Beiträge zur Kenntnis der Butomaceen, Alismaceen und Juncaginaceen. Englers Jahrbücher, Bd. 2, 1882. S. 465—510.
4. — — Alismataceae in Engler-Prantls natürlichen Pflanzenfamilien. Bd. 2. Leipzig 1889. Abt. 1. S. 227—232.
5. — — Butomaceae in Englers Pflanzenreich. 16. Heft. Leipzig 1903.
6. Chatin, G. A. Anatomie comparée des végetaux. I. Plantes aquatiques. Paris 1856.
7. De Bary, A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen. Leipzig 1877.
8. Devaux, H. Du méchanisme des échanges gazeux chez les plantes aquatiques submersées. Ann. des sc. nat. Bot. sér. VII. tom. 9. 1899. S. 157.
9. Duval-Jouve, J. Diaphragmes vasculifères des Monocotylédones. Mem. acad. Montpellier 1873. S. 168.

[1]) Diese Exemplare verdanke ich der gütigen Mitteilung des Hn. E. Baumann in Zürich, der sie am kiesigen und trockenen Ufer des Bodensees zwischen Ermatingen und Buchern (10. Okt. 1906) sammelte.

[2]) Flore de France. Tome 3. 1856. S. 165.

[3]) Vgl. die allgemeine ökologische Literatur S. 24 ff., im folgenden Text mit fetten Ziffern zitiert.

10. Eichler, A. W. Blütendiagramme. 1. Teil. Leipzig 1875. S. 100.
11. Fauth, A. Beiträge zur Anatomie und Biologie der Früchte und Samen einiger einheimischer Wasser- und Sumpfpflanzen. Bot. Centralblatt. Beih. Bd. 14. 1903. S. 327—373.
12. Gibson, R. J. H. Axillary scales of aquatic monocotyledons. Journ. Linn. soc. Vol. 37. 1905. S. 228—237.
13. Hunger, W. Über die Funktion der oberflächlichen Schleimbildungen im Pflanzenreiche. Inaug.-Diss. Leiden 1899.
14. Irmisch, Th. Über das Vorkommen von schuppen- oder haarförmigen Gebilden innerhalb der Blattscheiden bei monokotylischen Gewächsen. Botan. Zeitung. Bd. 16. 1858. S. 177—179.
15. Massart, J. Comment les plantes vivaces maintiennent leur niveau souterrain. Bull. du Jard. Bot. de l'Etat à Bruxelles. Vol. I. 1903.
16. — — Comment les plantes vivaces sortent de terre au printemps. Daselbst.
17. Moss, C. E. Geographical Distribution of Vegetation in Somerset: Bath and Bridgewater District. Roy. Geog. Soc. London, Oct. 1906.
18. Rimbach, A. Das Tiefenwachstum der Rhizome. Fünfstück's Beiträge z. wiss. Bot. Bd. 3. 1898. S. 177 ff.
19. — — Physiological observations on the subterranean organs of Californian Liliaceae. Bot. Gaz. XXXIII. 1902. S. 401.
20. Sauvageau, C. Sur les feuilles de quelques Monocotylédones aquatiques. Ann. des sc. nat. Bot. sér. VII. tom. 13. 1891. S. 103—296.
21. — — Sur la feuille des Butomées. Ann. des sc. nat. Bot. sér. VII. tom. 17. 1893. S. 295—326.
22. — — Caractères anatomiques de la feuille des Butomées. Association française pour l'avancement des sciences. Compte rendu de la 22. session à Besançon 1893. Paris 1894. Partie II. S. 592—594.
23. Schilling, A. U. Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildungen der Wasserpflanzen. Flora. Bd. 78. 1894. S. 280—360.
24. Schwarz, F. Die Wurzelhaare der Pflanzen. Unters. aus dem Bot. Inst. zu Tübingen. Bd. I. 1881—85. S. 135—188.
25. Schwendener, S. Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen. Leipzig 1874. S. 71.
26. Smith, W. G. Botanical Survey of Scotland: III. and IV. Forfar and Fife. Scott. Geog. Mag. 1904/5.
27. Van Tieghem, Ph. et Douliot, H. Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. des sc. nat. Bot. sér. VII. tom. 8. 1888. S. 312—512.
28. Treub, M. Le méristème primitif de la racine dans les monocotylédones. Leiden 1876.
29. Tschirch, A. Physiologische Studien über die Samen, insbesondere die Saugorgane derselben. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. Vol. 9. 1891. S. 170.

Gattung **Butomus L.**

Butomus umbellatus L., Wasserliesch.

Butomus umbellatus L., die einzige Spezies der Gattung[1]), ist in ganz Europa verbreitet, in der Schweiz und Schottland selten, im größten Teil von Norwegen und Spanien fehlend. In Asien findet sie sich nördlich vom Wende-

[1]) Die ausgezeichnete Beschreibung der Pflanze, welche Raunkiaer (154) gegeben hat, kann in ihren Einzelheiten durchaus durch unsere eigenen Beobachtungen bestätigt werden.

kreis. Die Pflanze ist ein häufiger Bestandteil der Verlandungsbestände stagnierenden und langsam fliessenden Wassers in den Flüssen, Seen und Teichen von der Ebene bis 1000 m (1). Nach Smith (26) und Moss (17) ist sie gewöhnlich ein untergeordneter Bestandteil der Rohrsümpfe; ihre häufigsten Begleiter sind *Iris pseudacorus* L., *Typha latifolia* L., *Sparganium ramosum* Huds., *Phalaris arundinacea* L., *Phragmites communis* Trin., *Alisma plantago* L.

Die Keimung der Samen (Fig. 380) vollzieht sich ähnlich, wie bei den *Alismaceen*. Infolge der Streckung des Hypokotyls durchbricht die kurze Wurzel die Samen-

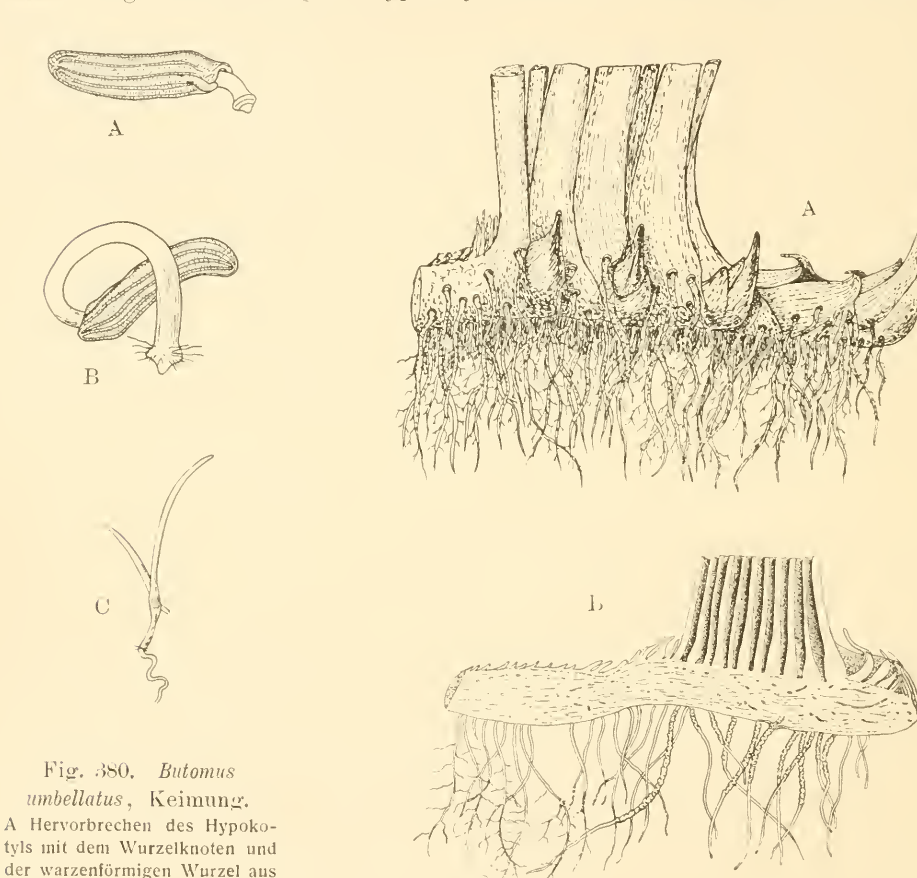


Fig. 380. *Butomus umbellatus*, Keimung.
A Hervorbrechen des Hypokotyls mit dem Wurzelknoten und der warzenförmigen Wurzel aus dem Samen, 15:1. B Verlängerung des Kotyledons und Hypokotyls und Auftreten von Wurzelhaaren am Wurzelknoten; 15:1. C Keimpflanze mit Hauptwurzel, jungen Adventivwurzeln, Kotyledon (rechts) und erstem Laubblatt; 5:1. (Nach Fauth.)

Fig. 381. *Butomus umbellatus*. Rhizom.
A am Ende der Vegetationsperiode, mit Winterknospen. B vertikaler Längsschnitt durch ein Rhizom im Sommer; die Endknospe zeigt die Schuppenblätter mit ihrer dicken angeschwollenen Basis und ihrem dünnhäutigen Anhängsel, dahinter die Scheiden der Laubblätter. 1:2. (Orig. Woodhead.)

schale an dem unteren Teile des Samens; sie schwillt an der Übergangszone in das Hypokotyl stark an und bedeckt sich hier, am sogenannten Wurzelknoten, nach kurzer Zeit mit zahlreichen Wurzelhaaren, welche zur Befestigung der Keimpflanze im Erdboden dienen (Fig. 380 B). Das Keimwürzelchen, welches dem Wurzelknoten als ein kurzes, warzenartiges Gebilde aufsitzt, bleibt längere Zeit unentwickelt und wächst später zu der dünnen, fadenartigen Hauptwurzel aus.

welche bald von den an der Basis des Kotyledons auftretenden Adventivwurzeln überholt wird und frühzeitig abstirbt. Der Kotyledon ergrünt und wächst nach Abstossung der Samenschale zu einem langen pfriemlichen Blatt aus; seine untere Partie schwillt bald etwas an und am oberen Teil der Kotyledonarscheide tritt das erste Laubblatt hervor (Fig. 380 C). Die Blätter der Keimpflanze tragen in

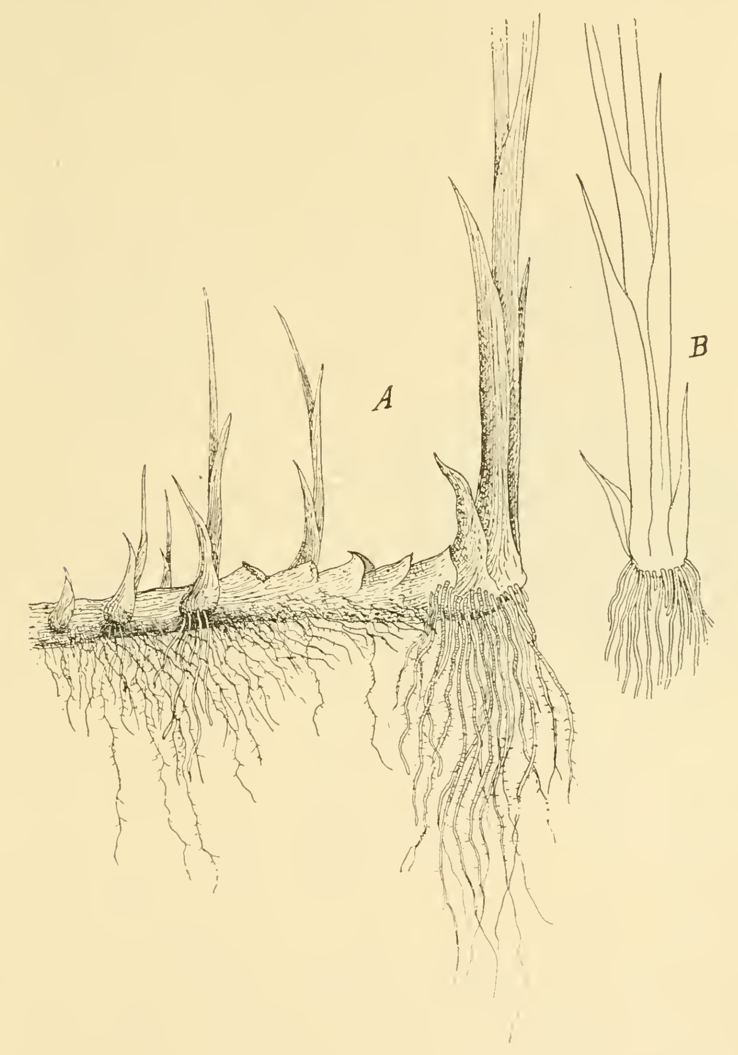


Fig. 382. *Butomus umbellatus*, Rhizom beim Austreiben im Frühling.
Die endständige Winterknospe ist die grösste; sie treibt zuerst aus, ihre Blätter sind so angeordnet, dass der Trieb senkrecht zur Längsrichtung des Rhizoms zusammengedrückt erscheint. Später verlängert sich das Rhizom und nimmt die charakteristische Pflugscharform der Fig. 383 an. A Seitenansicht, B Vorderansicht des Endtriebes. 1:2. (Orig. Woodhead.)

den Achseln bereits zahlreiche, lange, aus einer Zellreihe bestehende Achselschüppchen (11, 29).

Das Rhizom der erwachsenen Pflanze (Fig. 381—385) ist monopodial aufgebaut. 1,5—2 cm dick und dorsiventral, indem vorzugsweise an seiner Unterseite zahlreiche Nebenwurzeln entspringen, während die Blätter in zwei Längsreihen an

der Oberseite zusammenrücken. Es kriecht unter normalen Verhältnissen horizontal im Boden, ändert aber, wie viele solche Grundachsen, je nach der Tiefe seine Richtung. Die am Rhizom stehenden Blätter tragen in ihren Achseln teils Blütenstände, teils Knospen, welche zu neuen Monopodien von dem Bau der Mutterachse auswachsen (Fig. 382 A). In der Regel ist jedes 9. Blatt das Tragblatt eines Blütenstandes, deren in einer Vegetationsperiode bis zu 3 entwickelt werden können, und die um 4—7 cm am Rhizom von einander entfernt stehen; in den übrigen Blattachseln entstehen Vermehrungsknospen. Wie Irmisch (87) ausführt, werden die ursprünglich zweizeilig alternierenden Blätter beim Wachstum der Grundachse so verschoben, dass sie mehr an die Oberseite und mehr hinter einander zu stehen kommen. Sie ordnen sich, entsprechend der regelmässigen Wiederkehr von Blütenständen, in Gruppen um diese an, indem die auf einen Blütenstand folgenden Blätter sich an ihrem Grunde bogenförmig nach hinten biegen, während die dem Blütenstand vorhergehenden ziemlich aufrecht stehen oder sich am Grunde etwas nach vorwärts richten. Mit einer derartigen Gruppe von Blättern im Knospenzustand schliesst das Rhizom im September sein Wachstum auf folgende Art ab: die hintersten von den auf den letzten Blütenstengel folgenden Blättern sind gewöhnliche Laubblätter, die nur eine geringere Grösse haben, als die vorher gebildeten; auf sie folgen 4—5 oder mehr Blätter, die auf ihrem dicken, schuppenförmigen Basalteil nur eine ganz kleine, rasch absterbende Spreite haben, hierauf endlich normale, aber noch unentwickelte Blätter, welche sich zu der aufrechten, überwinternden Endknospe zusammenschliessen. An diesem Rhizomende wird in der Achsel des 9. Blattes kein Blütenstengel mehr angelegt. Durch die nach hinten aufsteigenden Basalteile der Blätter am vorderen Ende des Rhizomes in Verbindung mit dem überwiegenden Wachstum der Unterseite desselben bekommt die Rhizomspitze meistens die Gestalt einer stumpfen Pflugschar, die sich beim Vorwärtswachsen ihren Weg durch den Schlamm bahnt (Fig. 383).



Fig. 383. *Butomus umbellatus.*
Wachsendes Rhizom mit dem pflugscharähnlichen Vorderende, das noch von den Blattscheiden umhüllt ist, und an dem zahlreiche quergerunzelte Wurzeln entspringen. 1:2. (Orig. Woodhead.)

Die ersten Blätter eines vegetativen Seitensprosses (vgl. Fig. 382 A) sind scheidenförmige Niederblätter, welche mit Ausnahme des ersten, eines Vorblattes, in ihren Achseln wieder Knospen tragen; der erste im Sommer angelegte Seitenspross geht im Herbst in eine aufwärts gebogene, von noch unentwickelten Laubblättern gebildete Endknospe aus, die zuletzt angelegten Seitensprosse überwintern als kurze, senkrechte oder aufsteigende, spitze, von Niederblättern umgebene Schosse. Diese Seitensprosse hängen mit einem dünnen, scharfen Grunde mit dem Rhizom

zusammen, lösen sich leicht von ihm und dienen so zu einer Vermehrung und Ausbreitung der Pflanze auf vegetativem Wege (**154**). Sie gelangen, wie auch abgerissene Rhizomstücke, in die Strömungen der Gewässer, um schliesslich festgehalten zu werden und sich weiter zu entwickeln; bisweilen treiben sie so lange im Wasser, dass sie schwimmend auswachsen, wobei sie schmale, schlaffe Blätter bilden und sich im Sommer am „Pleuston" der Gewässer beteiligen (**171**).

Die Rhizome besitzen die Fähigkeit, sich in einer bestimmten Tiefe zu halten und zur Erreichung derselben entsprechende Wachstumskrümmungen auszuführen; sie verhalten sich also in dieser Hinsicht ganz analog wie viele andere,

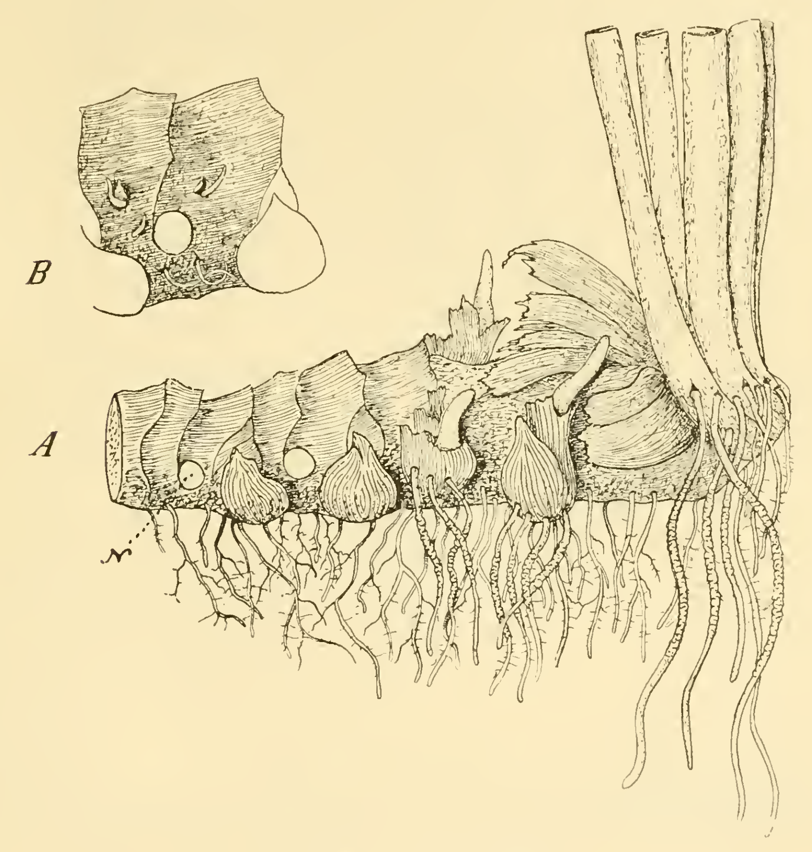


Fig. 384. *Butomus umbellatus.*
A Rhizom im Frühjahr; Endknospe und Seitenknospen haben zahlreiche dicke quergerunzelte Wurzeln erzeugt, welche die Blätter durchbrechen; bei N die Narben der losgelösten Winterknospen. B Rhizomstück mit den dünnen, die alten Blattscheiden durchbrechenden Würzelchen. 1:1. (Orig. Woodhead.)

von Rimbach (18), Massart (15) u. a. untersuchte Rhizome. So hatten z. B. Exemplare, welche in feuchtem Boden (nicht unter Wasser) wuchsen, an ihren Rhizomen, die nur 5—6 cm unter der Oberfläche lagen, eine starke Neigung, sich abwärts zu krümmen (Fig. 385); Rhizome, welche unter Wasser tief im Schlamm eingebettet lagen (an der Limmat bei Engstringen unterhalb Zürich), zeigten an diesem Standort sämtlich junge Triebe, welche grade in die Höhe wuchsen. In normaler Tiefe liegende Rhizome (Fig. 381—384) behalten dagegen eine horizontale Richtung bei.

Die anatomische Struktur des Rhizoms ist von Chatin (6) beschrieben worden (Fig. 386 B). Unter der Epidermis (a) folgen ein oder zwei dicht schliessende Zellenlagen, dann eine lockere Rinde mit grossen Hohlräumen (b). Einige Zellen (c) fallen durch ihren dunkelbraunen Inhalt auf. Diese luftführende Rinde, deren Zellen keine Stärkekörner haben, ist in ihrer Struktur dem Mesophyll des Blattes sehr ähnlich. Die Wände der Lufträume bestehen aus einer einzigen Zellenlage mit ganz kleinen Interzellularen, durch welche mit den anstossenden Lufträumen eine Verbindung hergestellt wird. Ein oder zwei interstitienarme Schichten verbinden die luftführende Rinde mit einem schmalen Stereomring (d) mit schwach verdickten Zellen, die oft würfelförmige Kristalle enthalten. Innerhalb desselben, das Zentrum des Rhizoms einnehmend, befindet sich ein mächtig entwickeltes parenchymatisches Grundgewebe ohne Interstitien;



Fig. 385. *Butomus umbellatus.*
Rhizom, das nur ca. 5—6 cm unter der Oberfläche gewachsen war, und dessen Vorderende im Absteigen begriffen ist. 1:1. (Orig. Woodhead.)

dessen Zellen sind im Herbst und Winter dicht mit Stärkekörnern und einem sehr zähen Schleim angefüllt. Im Grundgewebe sind sehr viele kollaterale Gefässbündel zerstreut (Fig. 386 A); aus dem äusseren Teil desselben brechen zahlreiche Nebenwurzeln (ff) hervor. Die peripherischen Gefässbündel (Fig. 386 C) werden an ihren äusseren Seiten beschützt durch einen wohlentwickelten Stereombelag, und zerstreute Stereïden erscheinen auch auf der Innenseite des Bündels. Nach dem Zentrum des Rhizoms hin verengen die Bündel ihr Stereom immer mehr und manchmal bleibt es im Zentrum vollständig unentwickelt. In der Gegend des Protoxylems treten Luftkanäle auf, in geringerem Masse bei Exemplaren trockener Lagen.

Wurzeln. Auf der unteren Seite des Rhizoms entspringen sehr zahlreiche Nebenwurzeln von zweierlei Art (Fig. 381 B, 384). An den älteren Teilen des Rhi-

zoms sitzen lange dünne, braune, reichverzweigte, dünnfaserige Wurzeln, welche das Rhizom mit einem braunen Filz überziehen. Nahe der Spitze, die Blattscheiden des neuen Jahrestriebes durchbrechend, befinden sich dickere Wurzeln, 10 oder 12 cm lang, weiss und oft auf einem sehr grossen Teil ihrer Länge gerunzelt.

Eine genauere Untersuchung lehrt, dass die älteren Wurzeln sich reichlich verzweigen; ihre Rinde ist braun geworden, und sie zeigen die Tendenz, diese runzlige braune Rinde abzuwerfen (Fig. 387 B), so dass nur der feine zentrale Gefässzylinder übrig bleibt. Die dünnen Wurzeln entspringen aus den äusseren Lagen des Rhizoms (Fig. 386 A bei f). Beim Austreten sind sie oft unfähig, sich sogleich ihren Weg durch die toten braunen Blattscheiden zu bahnen, welche das Rhizom bedecken. Oft wachsen sie 1—2 cm weit zwischen der Oberfläche des Rhizoms und der Blattscheide und treten erst dann hervor, während andere stark genug sind, direkt sich durchzubohren. Diese Wurzeln sind niemals so dick wie die

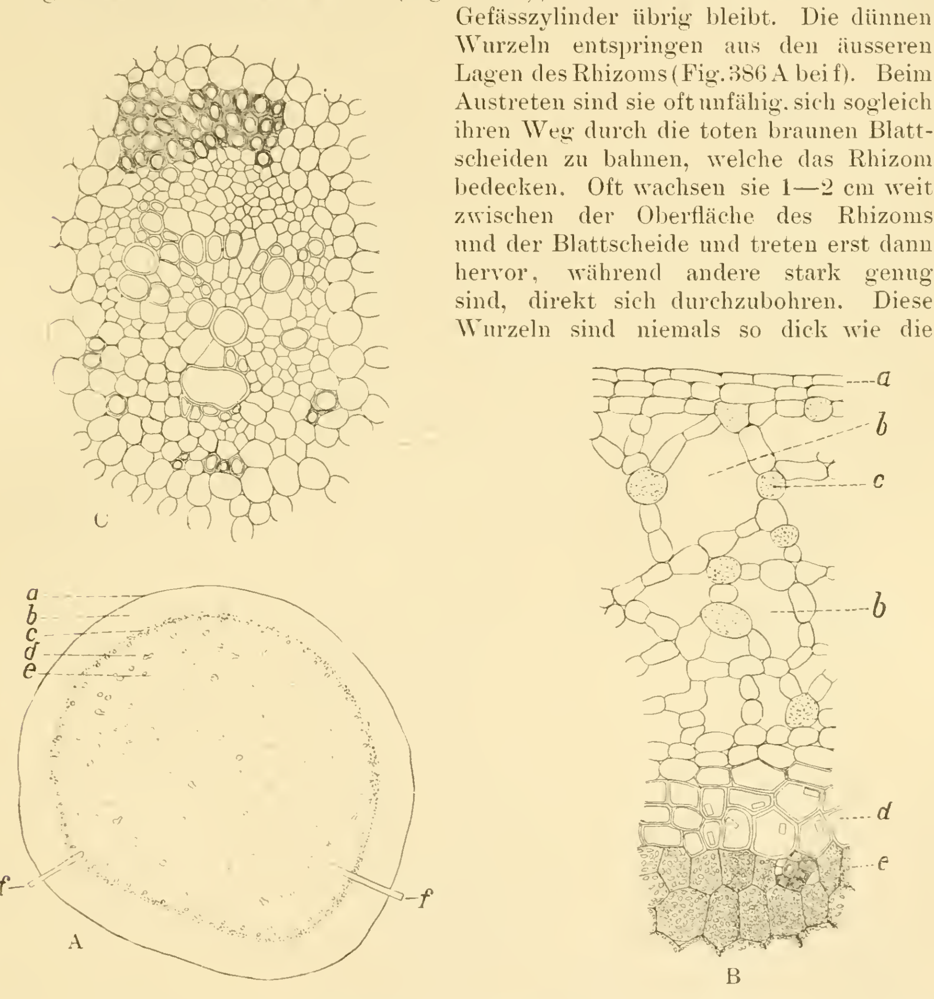


Fig. 386. *Butomus umbellatus.*

A etwas schematisierter Querschnitt durch ein Rhizom; a Epidermis, b Rinde, c schwach entwickelter Stereom-Ring, d Gefässbündel, e inneres Grundgewebe, f Wurzeln; 3:1. B Äusserer Teil des Querschnittes, stärker vergrössert; a Epidermis, b Luftgänge, c Zellen mit dunkelbraunem Inhalt, d Zellen des Stereomringes mit Kristallen, e Zellen des inneren Grundgewebes, mit Stärke und Schleim erfüllt; 175:1. C ein Gefässbündel des Rhizoms dicht innerhalb des Stereomringes; 120:1. (Orig. Woodhead.)

andern, aber im Anfang sind sie weiss und mit einer relativ dicken Rinde umgeben, welche manchmal abgeworfen wird (Fig. 387 A); sie tragen feine Seitenwurzeln; Wurzelhaare fehlen bei beiden Formen der Wurzel (24).

Exemplare von *Butomus* wurden am 14. Juni an der Limmat unterhalb Zürich gesammelt und in eine normale Knop'sche Nährlösung gebracht. Nahe

beim äussersten Ende des Rhizoms bahnten sich einige kurze, junge Wurzeln ihren Weg durch die Blattscheiden, wie in Fig. 384 und 385; die langen, älteren. weiter zurückliegenden Wurzeln sind stark gerunzelt. Am 19. Juni waren einige der jungen Wurzeln bis 14 cm lang oder länger geworden, zeigten aber keine Spuren von Runzelung. Am folgenden Tage hingegen wurden schwach graue, transversale Streifen an der Oberfläche beobachtet, die ungefähr 2 cm von der Basis an begannen und sich 7—8 cm weiter gegen die Spitze hin ausbreiteten. Zwei Tage später zeigten sich sehr deutliche Spuren von Runzelung (Fig. 387 A). An einer

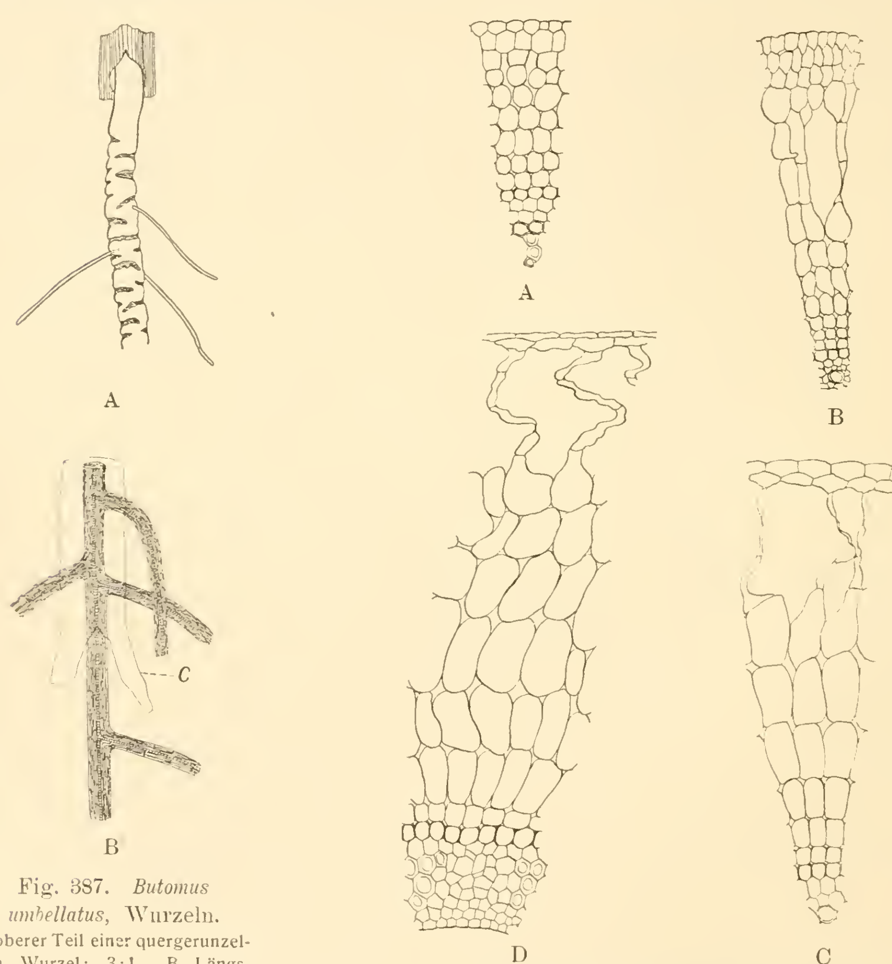


Fig. 387. *Butomus umbellatus*, Wurzeln.
A oberer Teil einer quergerunzelten Wurzel; 3:1. B Längsschnitt einer alten Wurzel, das Abwerfen der Rinde (C) zeigend; 7:1. (Orig. Woodhead.)

Fig. 388. *Butomus umbellatus*.
A—D Querschnitte durch successive Regionen einer quergerunzelten Wurzel. 100:1. (Orig. Woodhead.)

Serie von Querschnitten, die von der Spitze aus nach rückwärts gemacht wurden (Fig. 388), liessen sich die Veränderungen des Gewebes der Wurzelrinde erkennen. die zum Auftreten der Runzelung führen. In einem noch nicht gerunzelten Teil (Fig. 388 A) sieht man in den äusseren Rindenzellen Anzeichen von radialen Lufträumen, die sich zwischen den Zellen bilden. In einem späteren Stadium (Fig. 388 B) haben sich in einer Region, welche die ersten Spuren von Runzelung aufweist, die mittleren Rindenzellen beträchtlich verlängert und einige

beginnen zu kollabieren; die radialen Lufträume haben bedeutend zugenommen. Später (Fig. 388 C) vergrössern sich die Lufträume, viele von den verlängerten Zellen sind kollabiert und die inneren Zellen zeigen beginnende Verlängerung. Endlich in einem vollständig gerunzelten Teil der Wurzel (Fig. 388 D) werden die äusseren kollabierten Zellen durch die beständige Verlängerung der inneren Rindenzellen gegen die peripheren Gewebe gedrückt. Es treten also gerade jene Phasen auf, welche für kontraktile Wurzeln charakteristisch sind. Wenn diese Punkte in Verbindung mit dem Verhalten des Rhizoms in verschiedenen Tiefen berücksichtigt werden, so scheint es wahrscheinlich, dass, da das Rhizom die Neigung hat, immer höher und höher zu steigen, es zur Erlangung seiner normalen Tiefe durch die Kontraktion jener am wachsenden Ende des Rhizoms entspringenden Wurzeln unterstützt wird.

Nach Van Tieghem (27) hat das Rhizom keine deutlich ausgeprägte Endodermis, aber, wie Fig. 386 A zeigt, entstehen die Wurzeln unmittelbar innerhalb des sklerenchymatischen, die luftführende Rinde begrenzenden Ringes. In den Wurzeln kommt eine gut ausgeprägte Endodermis vor und die Seitenwurzeln entstehen, wie gewöhnlich, aus dem an die Endodermis anschliessenden Perizykel.

Wie Treub (28) und De Bary (7) hervorheben, ist die scharf ausgeprägte Spitze des Pleroms von einer zweischichtigen Gruppe gemeinsamer initialer Zellen bedeckt, aus welchen Wurzelhaube, Dermatogen und Periblem entstehen.

Die Wurzeln sind nicht verpilzt; zu der Liste Stahl's (181) von Wasser- und Sumpfpflanzen ohne Mykorrhiza muss also *Butomus* hinzugefügt werden. Sein Verhalten steht im Einklang mit der Auffassung Stahl's vom Sinne der Mykorrhizenbildung: er wächst unter günstigen Bedingungen für die Aufnahme von mineralischen Nährsalzen, seine Blätter transpirieren reichlich, in Rhizom und Blättern ist viel Stärke vorhanden; das alles stimmt mit dem Fehlen der Mykorrhiza.

Blatt. Die Blätter stehen ursprünglich abwechselnd in zwei Reihen an der Oberseite des Rhizoms (Fig. 389). Jedes Blatt hat eine stark entwickelte Scheide; die Scheiden der inneren Blätter umgeben vollständig die Spitze des Stengels (Fig. 389, 390). Manchmal zerreissen die Scheiden durch das Wachsen der Achse und der sich entwickelnden Knospen (Fig. 381 A). Fig. 391 zeigt die Anordnung der Blätter in der Knospe. Die im Frühling aus den Knospen entwickelten Blätter sind ungleich an Grösse; die 4 oder 5 inneren Blätter strecken sich schneller als die äusseren, und das äusserste (älteste) Blatt ist das kürzeste. Diesem letzteren folgen nacheinander längere Blätter, die 4 oder 5 innersten sind die längsten. Fig. 392 zeigt drei isolierte Blätter einer sich öffnenden Knospe, a die Spitze eines äusseren Schuppenblatts mit dessen zerrissener membranöser Spitze, b und c eines der ersten grünen Laubblätter in Seiten- (b) und Vorderansicht (c), d ist das jüngste Knospenblatt.

Nach Raunkiaer (154) zeigen die Blätter im Herbst eine umgekehrte Reihenfolge; sie nehmen nach der Spitze zu an Grösse ab; die letzten 4 oder 5 sich bildenden Blätter sind unter normaler Grösse, das letzte ist das kleinste. Dann folgen 3 oder 4 dicke, fleischige Schuppenblätter mit membranösen Spitzen, welche sich nicht verlängern, und endlich eine langgestreckte, spitzige, vertikal aufsteigende Knospe, welche während des Winters ruht.

Im Winter können mehrere Knospen dieses Typus am Rhizom auftreten. Diese sind durch relativ dünne Stiele an der Hauptachse befestigt, brechen leicht ab und hinterlassen glatte, kreisförmige Narben am Rhizom. Die äusseren Schichten dieser Narben (7—10 Zellen tief) verlieren ihren Stärkeinhalt, ihre Wände werden dunkelbraun und verkorken. Diese Knospen bilden in manchen Gegenden, wo Blüten selten hervorgebracht werden, die einzige Vermehrungsmöglichkeit der Pflanze.

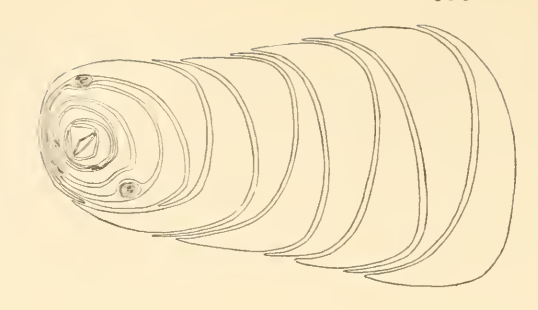


Fig. 389.
Butomus umbellatus.
Horizontal geführter Längsschnitt durch den oberen Teil des Rhizoms, die Anordnung der Blätter an demselben zeigend. 2:1. (Orig. Woodhead.)

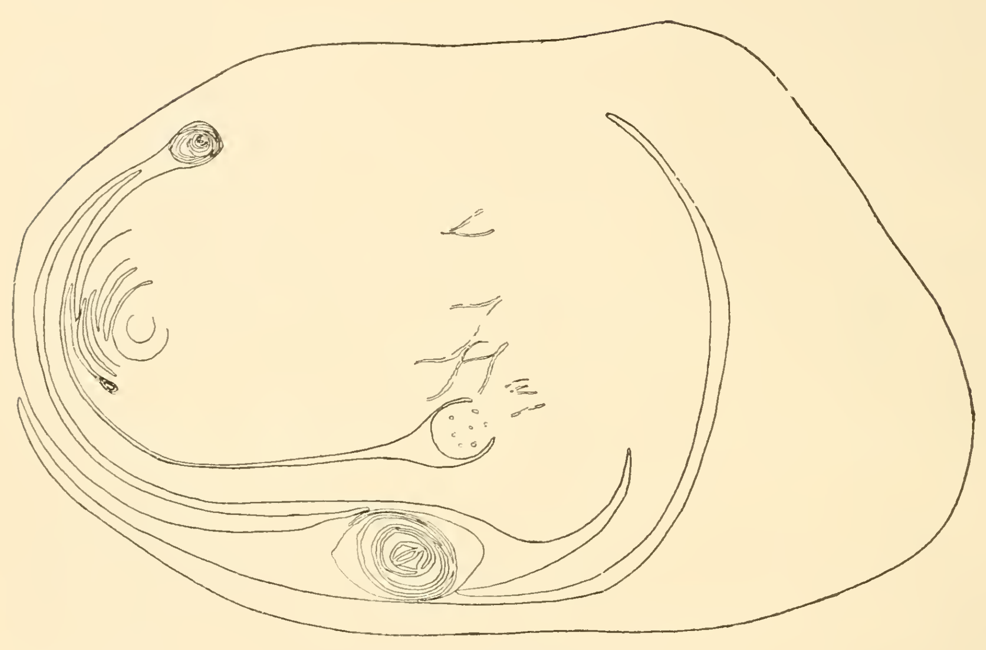


Fig. 390. *Butomus umbellatus.*
Horizontal geführter Schnitt durch die Endknospe, tiefer geführt als in Fig. 389, um das Übereinandergreifen der Blattscheiden über der Stammspitze zu zeigen. 6:1. (Orig. Woodhead.)

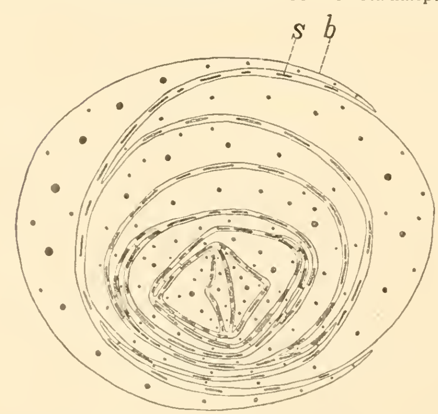


Fig. 391. *Butomus umbellatus.*
Querschnitt durch eine Blattknospe, die Anordnung der Blätter (b) und der in ihren Achseln auftretenden „Achselschüppchen" (s) zeigend. 4:1. (Orig. Woodhead.)

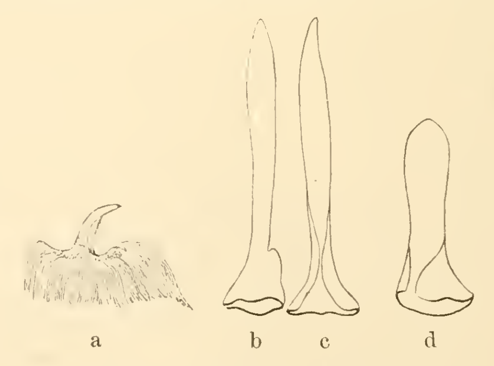


Fig. 392. *Butomus umbellatus.*
Blattgebilde aus einer Laubknospe: a Spitze eines der äusseren Schuppenblätter mit dem membranösen Ende; 2:1. b, c Eines der ersten Laubblätter (b Seitenansicht, c von innen.) 4:1. d Das jüngste Laubblatt der Knospe. 4:1. (Orig. Woodhead.)

In dem Winkel jedes Blattes finden sich eine Anzahl sehr dünner, farbloser Schuppen, die zuerst von Irmisch (14), später von Raunkiaer (154) und von Gibson (12) beschrieben wurden. Wie Schilling (23) zeigte, scheiden diese Axillarschüppchen einen zähen Schleim aus, der besonders in den Knospen deutlich zu sehen ist; die jungen Blätter sind davon umhüllt innerhalb der Scheiden der äusseren Blätter, welche vollständig über ihre Spitzen hinausragen. Die Bedeutung dieses Schleimes wird sehr verschieden aufgefasst. Goebel (54) und Schilling (23) sehen darin ein Mittel, um die jungen, noch nicht kutikularisierten Zellen vor zu starker Exosmose zu schützen, indem nach diesen Forschern der Schleim die Diffusion ausserordentlich verlangsamt. Stahl (178) und Hunger (13) stellen vielmehr seine Wirkung als schützender „Gleitmechanismus" gegen Beschädigungen durch Reibung, und die Bedeutung als Schutzmittel gegen Schneckenfrass und Ansiedelung von Epiphyten in den Vordergrund.

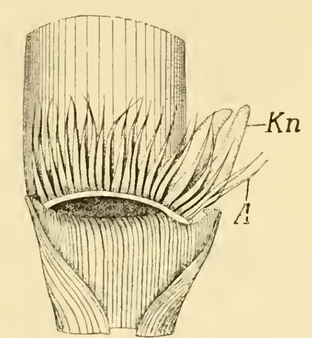


Fig. 393. *Butomus umbellatus.* Achselschüppchen (A) und Knospen (Kn) in der Achsel eines herabgebogenen Laubblattes. 2:1. (Orig. Woodhead.)

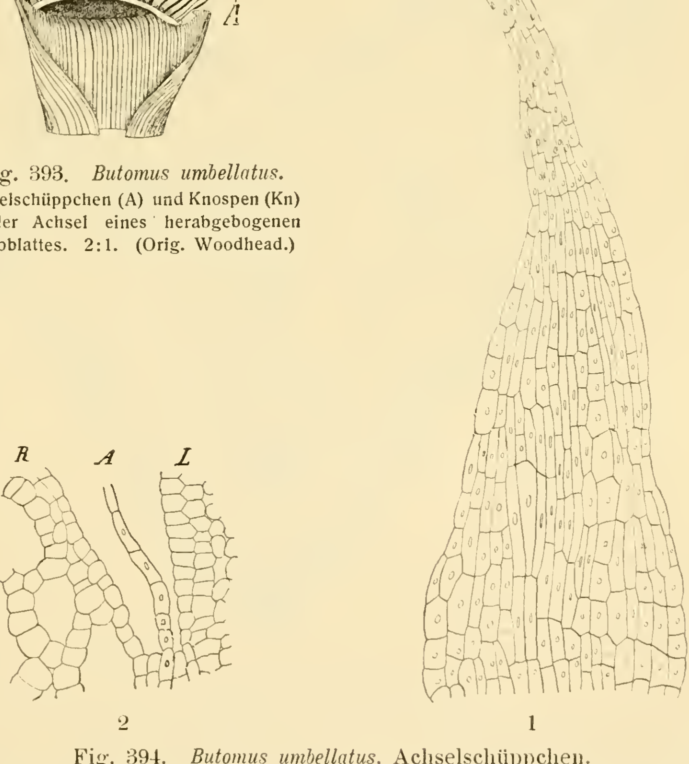


Fig. 394. *Butomus umbellatus,* Achselschüppchen. 1 von der Fläche gesehen. 2 Längsschnitt durch eine Blattachsel mit dem Achselschüppchen A; R Rinde des Rhizoms, L Laubblatt. 50:1. (Orig. Woodhead.)

Gibson (12) vergleicht die Axillarschuppen mit denjenigen von *Alisma plantago* und weist auf ihre grosse Ähnlichkeit hin. All die Exemplare indessen, die ich prüfte (von weit getrennten Lokalitäten und von verschiedenartigen Standorten stammend), zeigten Schuppen, die gewöhnlich eine breitere Basis haben, als er angibt. Sie sind einschichtig, chlorophyllos, sitzen mit breiter Basis auf und verschmälern sich allmählich in eine Spitze, die nur aus einer einzigen Zelle besteht. Sie sind leicht zu sehen, wenn man ein Blatt sorgfältig zurückbiegt oder zerstört (Fig. 393). Wenn das Exemplar unter Wasser untersucht wird, erscheinen die Schuppen als zarte, durchsichtige Haare (Fig. 394).

Struktur des Blattes. Die Blätter sind einen halben bis über einen Meter lang, von dreieckigem Querschnitt, nach oben etwas flacher werdend und dort etwas gedreht. Die stark scheidig entwickelten Blattbasen greifen weit übereinander und bilden so eine kompakte stützende Basis für das ganze Blattbüschel (Fig. 391). Die Blätter variieren etwas unter verschiedenen Bedingungen; gewöhnlich kommt die Pflanze als ein Bestandteil der Verlandungszone am Rande von Gräben und Flüssen vor, gelegentlich dringt sie eine Strecke weit ins Wasser vor, kann aber auch völlig submers werden. Während sie sich im strömenden Wasser von Flüssen gewöhnlich ganz am Ufer hält, kann man bisweilen kleine Bestände auch aussen in der Strömung wachsen sehen. Dann vegetiert die Pflanze längere Zeit ganz unter Wasser, und ihre Blätter werden, auch wenn sie lang genug sind, um über die Wasserfläche emporzuwachsen, durch die

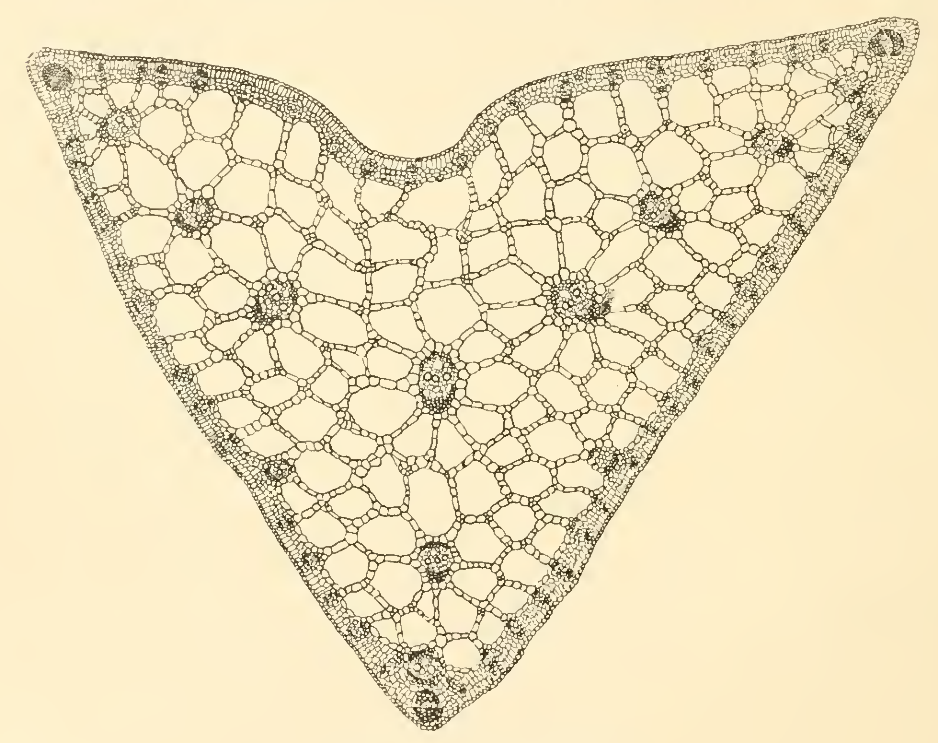


Fig. 395. *Butomus umbellatus.*
Querschnitt durch das Blatt; 25:1. (Orig. Woodhead.)

Strömung niedergehalten; sie werden unter solchen Verhältnissen wohl etwas schmäler und dünner, aber nicht zu wirklich abgeflachten, bandförmigen Wasserblättern, wie bei *Alisma* und *Sagittaria*. Sie bleiben mehr oder weniger dreikantig und bewahren genügende Steifigkeit, um ihre Spitzen über das Wasser zu erheben, wenn die Strömung nachlässt. In tiefem Wasser blüht die Pflanze nicht.

Die Epidermis (Fig. 395 u. 396) ist leicht kutikularisiert, mit zahlreichen Spaltöffnungen versehen, die Zellen sind im Umriss polygonal und werden an der Basis des Blattes langgestreckt. Spaltöffnungen kommen sowohl am untergetauchten wie am auftauchenden Teile des Blattes vor. Unter der Epidermis liegt ein schmales, zwei- bis vierschichtiges Band assimilierenden Gewebes; in demselben sind zahlreiche kleine Gefässbündel zerstreut, die häufig an ihrer inneren und äusseren Seite durch Stereombeläge verstärkt sind. Jedem einzelnen

dieser Bündel gegenüber verläuft eine vertikale Zellschicht, welche die grossen Luftkanäle des Mesophylls begrenzt (22). Wo diese vertikalen Wände zusammenstossen, sind häufig sehr kleine, gewöhnlich stereomfreie Gefässbündel ausgebildet. Die Bündel an den drei Kanten des Blattes haben sehr stark entwickelte Stereombeläge und das leitende Gewebe ist hier stark reduziert. Die Hauptbündel des Blattes (Fig. 396 bei e, 397), 8—12 an Zahl, sind in drei Strahlen angeordnet (selten in fünf Strahlen), sie sind kollateral, von einer grünen Stärkescheide um-

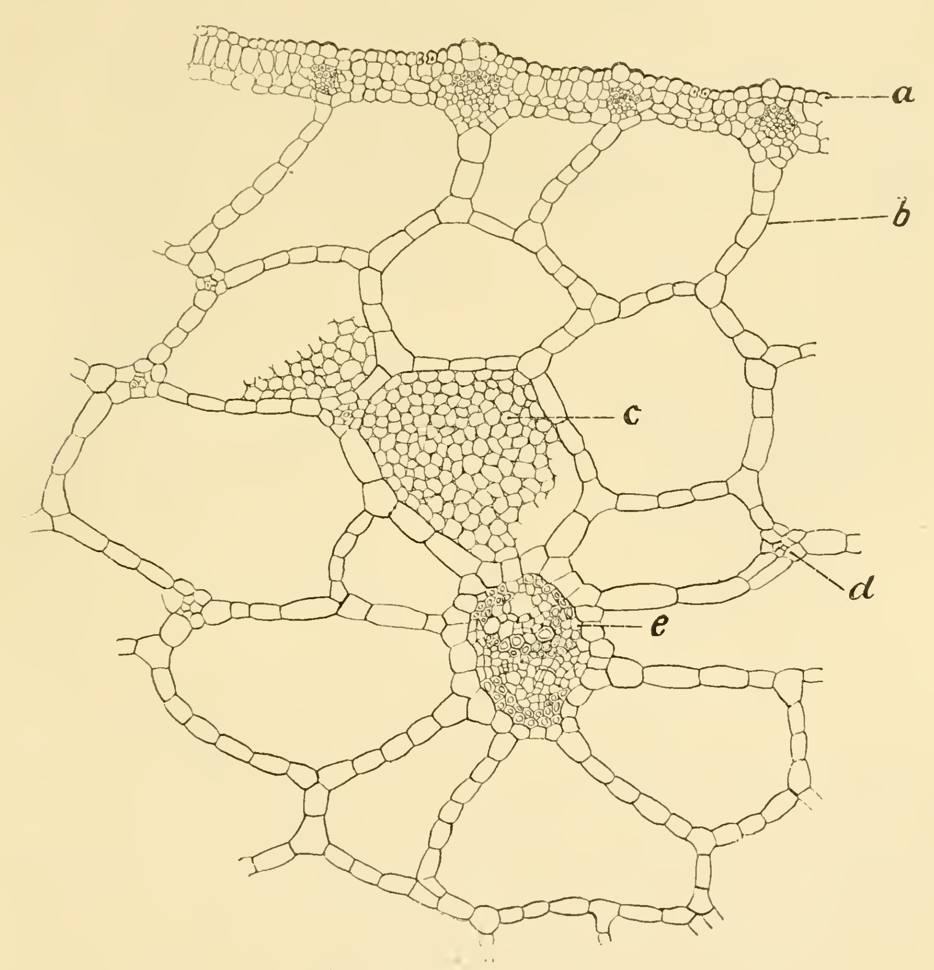


Fig. 396. *Butomus umbellatus.*
Teil eines Blattquerschnittes: a Epidermis, b Scheidewände zwischen den Luftkanälen, c Querwand eines Luftkanals, d ein kleines, e ein grosses Gefässbündel. 75:1. (Orig. Woodhead.)

geben und haben wohlentwickelte Stereombeläge. Jedes dieser grösseren Bündel hat einen Luftkanal in der Region der Gefässe des Protoxylems (Fig. 397 bei a).

Die Hauptbündel zusammen mit jenen in dem subepidermalen Ring geben dem Blatt Steife und Biegsamkeit. Die grossen fünfeckigen Luftkanäle in dem Mesophyll sind begrenzt durch einschichtige Wände, zwischen den Zellen derselben finden sich kleine dreieckige Lufträume. Diese Luftkanäle sind durch einschichtige Diaphragmen mit zahlreichen luftführenden Interstitien unterbrochen (Fig. 396 bei c). Die Längs- und Querwände der Diaphragmen enthalten Chlorophyll (9).

Die Inflorescenz erscheint in dem Winkel des neunten und letzten Blattes eines Blattbüschels und besteht aus einem nackten, steifen Schaft, der je nach Standort 1—1,5 m an Länge aufweist und an seiner Spitze eine cymöse Blütendolde trägt, die über die umstehenden Sumpfpflanzen deutlich herausragt. Gewöhnlich werden jährlich 2 oder 3 Blütenstände hervorgebracht. Der Blütenschaft, welcher auch als Assimilationsorgan funktioniert, ist zylindrisch (Fig. 398). Unter der stark kutikularisierten Epidermis mit zahlreichen Spaltöffnungen liegt die assimilierende, 8—10 Zellen tiefe Rinde; dieser folgt ein schmaler Zylinder von mechanischem Gewebe (15). an dessen Innenseite zahlreiche Gefässbündel von verschiedener Grösse — darunter sehr kleine — liegen. Diese Bündel sind von einer Stereomscheide umgeben und tragen so zur Verstärkung des mechanischen Zylinders bei (Fig. 398 B bei d). Im Grundgewebe zerstreut liegen viele grössere Bündel, die äusseren sind von einer Stereomscheide umgeben, das mechanische Gewebe wird reduziert in den gegen das Zentrum hin liegenden Bündeln und

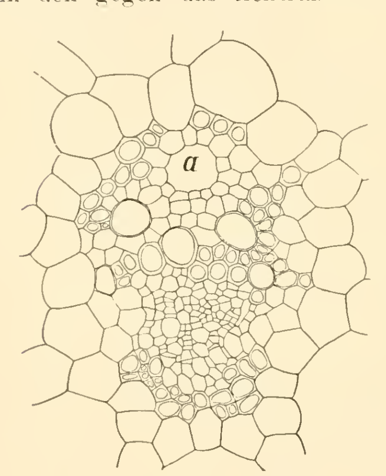


Fig. 397. *Butomus umbellatus*. Querschnitt durch ein grosses Gefässbündel des Blattes; a Luftkanal in der Gegend des Protoxylems. 150:1. (Orig. Woodhead.)

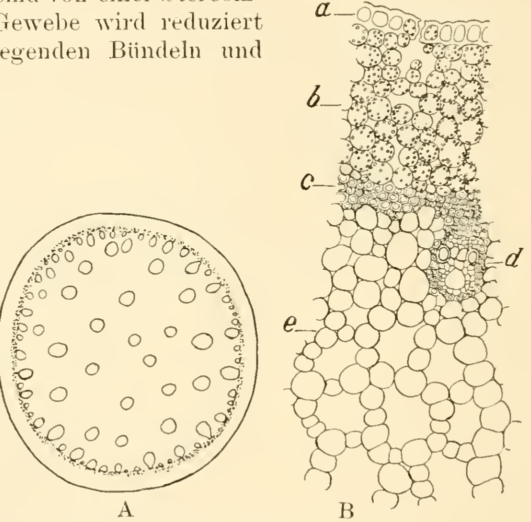


Fig. 398. *Butomus umbellatus*, Blütenschaft. A Querschnitt 5:1, B äusserer Teil desselben stärker vergrössert; a Epidermis, b grüne Rinde, c Stereom-Ring, d Gefässbündel, e inneres Grundgewebe mit zahlreichen Luftgängen; 100:1. (Orig. Woodhead.)

fehlt völlig in den zentralen. In jedem der grösseren Bündel tritt ein Luftkanal an die Stelle des Protoxylems. Wie bei dem Blatte enthält das Grundgewebe zahlreiche Luftkanäle, die durch vertikale, einschichtige Wände von einander geschieden sind. Diese Zellen enthalten kein Chlorophyll. (W.)

Der Blütenstand hat das Aussehen einer Dolde, besteht aber in Wirklichkeit, wie die Entwicklungsgeschichte und die Aufblühfolge der Blüten zeigt, aus einer Endblüte und drei darunter in den Achseln von eben so vielen, dreieckig-lanzettlichen, zugespitzten, bis 4 cm langen und 7—8 mm breiten, quirlständigen Hochblättern stehenden, durch accessorische Sprosse bereicherten Schraubeln. Wegen der Verlängerung der Blütenstiele und der Verkürzung der verbindenden Achsenglieder machen sie den Eindruck von Dolden; am Grunde ihrer Verzweigungen stehen die den Tragblättern des Blütenstandes ähnlichen Hochblätter. Im Knospenzustand wird die Scheindolde von diesen Hochblättern eingeschlossen und beschützt, später schlagen sie sich meistens zurück. Die ca. 20 Blüten (Fig. 399) stehen auf sehr ungleich langen Stielen, von denen die längsten bis über 10 cm lang werden, und breiten sich im geöffneten Zustand horizontal aus; sie erheben sich auf dem langen Blütenstengel über die umgebende Vegetation und sind durch

ihre Grösse und Färbung recht augenfällig; ihre Schaufläche hat einen Durchmesser von ca. 25—35 mm. Die Blütenhülle besteht aus 3 kleineren äusseren, kelchartigen Blättern, welche eine deckende Knospenlage zeigen, ca. 8 mm breit und hellrosa, gegen die Ränder weisslich gefärbt sind, und 3 inneren, die ca. 15 mm lang und breit, weiss, in der Mitte hellrosa sind; auf der Unterseite sind alle Blütenhüllblätter, besonders die äusseren, violett überlaufen. Die bis jetzt nur aus Asien bekannte var. *minor* Ledeb. hat nach Buchenau (5) weniger zahlreiche und kleinere Blüten, deren äussere Blütenhüllblätter deutlich kleiner sind als die inneren; diese Varietät ist mit der typischen Form durch Übergänge verbunden. Die Blüte enthält 9 Staubblätter, von denen 6, zu 2 vor den äusseren Blütenhüllblättern stehend, einen äusseren, die 3 andern, vor der Mitte der inneren Blütenhüllblätter stehenden einen inneren Kreis bilden; ihre Filamente sind weiss, nach dem Grunde hin rosa gefärbt, die Antheren im geschlossenen Zustande rot. Sie öffnen sich auf der Innenseite und bedecken sich dabei mit haften bleibendem goldgelben Pollen. Nicht selten ist das Auftreten überzähliger Staubblätter, worin man einen Rückschlag zu den Verhältnissen der phylogenetisch älteren polyandrischen Blüten der Gattungen *Limnocharis* und *Hydrocleis* erblicken kann. In der Mitte der Blüte stehen 6 Fruchtblätter in 2 Quirlen und bilden 6 einfächerige Pistille, die je einen Griffel und eine Narbe an der Innenseite von dessen Spitze tragen. Am Grunde der Furchen zwischen den 6 Fruchtknoten wird je ein Nektartröpfchen ausgeschieden. Die entomogame Blüte ist in der Regel, wie bereits Sprengel (174) beobachtet hat, protandrisch. Nachdem beim Aufblühen die Blütenhülle sich vollständig ausgebreitet hat, beginnt die Absonderung des Nektars und springen zuerst die Antheren der 6 äusseren Staubblätter auf, die anfänglich nach innen über den Pistillen zusammengebogen waren und deren Filamente sich jetzt von den Pistillen weg nach aussen spreizen; später öffnen sich die Antheren der 3 inneren Staubblätter, die dabei dieselbe Bewegung ausführen, sich aber weniger weit nach aussen biegen. Die aufgeplatzten Antheren ziehen sich auf die Hälfte ihrer ursprünglichen Länge zusammen und färben sich schwärzlich, auf ihrer der Länge nach geöffneten Innenseite bleibt der Pollen haften, dessen Zellen nach Warnstorf (208) safrangelb, biskuitförmig, dichtwarzig, ca. 25 μ breit und bis 37,5 μ lang sind; sie besitzen nach H. Fischer (45) eine Falte als Austrittstelle des Pollenschlauches. Während dieser Zeit, und noch am zweiten Tage des Blühens, bleiben die Griffel der 6 Pistille gegen einander zusammengeneigt und haben noch keine Narben entwickelt; später, in manchen Fällen zu einem Zeitpunkt, wenn alle 9 Antheren noch Pollen enthalten, oder erst, wenn die 6 äusseren oder auch alle bereits vertrocknet sind, biegen sich die Griffel auseinander, die bis dahin nur am äusseren Rande rosa gefärbten Fruchtknoten nehmen eine dunkelrote Färbung an, die Griffel öffnen sich an ihrer Oberseite von der Spitze her mit einem Längsschlitz und hier entwickeln sich die Narbenpapillen; die Narbe nimmt schliesslich das Ende des Griffels ein und läuft auf seiner nach oben gerichteten Seite ein Stück weit herab. Die Protandrie ist also verschieden stark ausgeprägt, und die beiden Extreme werden auf der einen Seite durch die Angabe von Sprengel, die auch ich bestätigen kann, bezeichnet, dass sämtliche

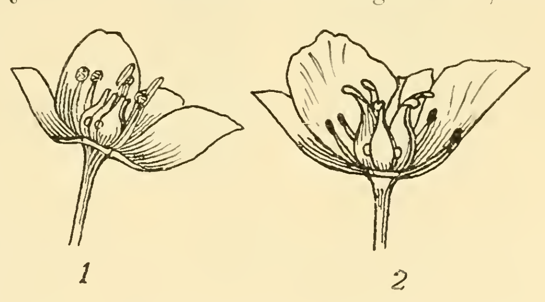


Fig. 399. *Butomus umbellatus.*
Geöffnete Blüten nach Wegnahme der vorderen Blütenhüllblätter; 1 im männlichen, 2 im weiblichen Zustande. Zwischen den Fruchtknoten sind Nektartröpfchen sichtbar. 1:1. (Orig. Kirchner.)

9 Antheren bereits pollenlos seien, wenn die Narben sich entwickeln, auf der andern Seite durch die Beobachtung von A. Schulz, der bei Halle die Blüten gewöhnlich homogam oder nur schwach protandrisch fand. Der offen liegende Nektar in den Blüten lockt zahlreiche Insekten zum Besuch der Blüten an; beobachtet sind als solche mehrere Arten von Schwebfliegen und von Musciden, ferner Honigbienen, Hummeln und einige andere Hymenopteren, mehr vereinzelt auch kleinere Käfer, z. B. *Meligethes*. Gegen aufkriechende Tiere brauchen die Blüten keinen besonderen Schutz, weil die Blütenstengel durch das Wasser isoliert sind; die anfliegenden Insekten behaften sich in jüngeren, im männlichen Zustande befindlichen Blüten mit Pollen, den sie bei weiteren Besuchen auf den Narben älterer Blüten absetzen. Später kann bei nicht sehr stark ausgesprochener Protandrie Selbstbestäubung sowohl durch Insektenhilfe wie auch spontan eintreten, da die noch Pollen enthaltenden Antheren gewöhnlich höher stehen als die Narben und abbröckelnden Pollen herabfallen lassen. Doch wurden auch Fälle beobachtet, in denen die geöffneten Antheren um 2—4 mm tiefer standen als die Narben, spontane Selbstbestäubung also ausgeschlossen war (**174**, **107**, **143**, **169**, **68**, **102**, **133**, **154**, K).

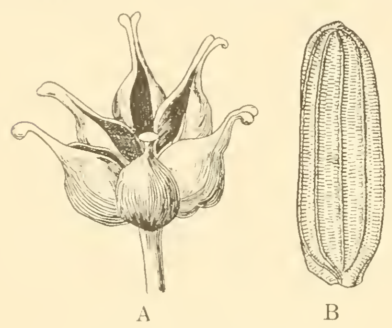


Fig. 400. *Butomus umbellatus*.
A Frucht mit aufgesprungenen Teilfrüchtchen; etwas vergrössert. B reifer Same; 20 : 1. (A nach Le Maout und Decaisne, B Orig. Dr. W. Lang.)

Die Blüten setzen häufig keine Früchte an, ob dies die Folge von ausbleibender Bestäubung oder von Unwirksamkeit der Selbstbestäubung ist, weiss man nicht. Nach der Bestäubung vertrocknet die Blütenhülle allmählich, fällt aber nicht ab, die 6 sich entwickelnden Früchtchen sind an ihrem Grunde verbunden und auch der Griffel bleibt stehen und bildet einen Schnabel an der Spitze der Teilfrüchtchen. Die zahlreichen anatropen, mit 2 Integumenten versehenen Samenanlagen, welche in jedem Fruchtknoten die ganze Innenfläche mit Ausnahme der Rückenlinie und der Ränder des Karpelles einnahmen, werden zu rotbraunen, aufrechten Samen, welche dadurch ausgesät werden, dass bei der Reife sich jedes Pistill zu einem balgfruchtartigen Teilfrüchtchen entwickelt, welches an der Bauchnaht aufspringt (Fig. 400 A), so dass die von ihrem fadenförmigen Stiel abgerissenen Samen durch den Wind herausgeschleudert werden können. Die Samen (Fig. 400 B) sind klein und leicht, besitzen eine grade oder schwach gebogene, zylindrische Gestalt, sind in ihrem oberen Teile rundlich zugespitzt und verschmälern sich an ihrer Basis in ein kurzes stielartiges Gebilde. Die nicht sehr dicke, aber harte und spröde Samenschale trägt Längsrippen, welche sich an der Spitze vereinigen, und besteht aus zwei Gewebepartien, von denen die äussere, im ganzen zweischichtige aus den Integumenten hervorgegangen ist, die innere, aus mehreren dünnen, zusammengedrückten Zellschichten bestehende, als Rest des Nucellusgewebes zu betrachten und als Nährschicht aufzufassen ist. Der Samenkern wird, da ein Nährgewebe nicht vorhanden ist, nur durch den graden oder leicht gebogenen Embryo gebildet. Dieser zeigt eine sehr kurze, stumpf kegelförmige Wurzelanlage an seinem unteren Ende, an sie schliesst sich ein zylindrisches, kurzes Hypokotyl an, welches in den allmählich sich verjüngenden Kotyledon übergeht; an der Übergangsstelle liegt seitlich das Knöspchen, welches von der scheidenartigen Basis des Kotyledon umschlossen wird (11). Die vom Winde aus den Balgfrüchtchen ausgeschleuderten Samen fallen in der Regel ins Wasser, sie sind schwerer als dieses, sinken aber erst unter, wenn sie vollständig benetzt sind und können deshalb eine Zeit lang an der Oberfläche des Wassers fortgeführt werden. Bald aber gehen sie unter und ruhen, geschützt durch die harte Samenschale, auf dem Grunde, bis sie im nächsten Frühjahr auskeimen (11, **154**). (K.)

12. Familie. **Hydrocharitaceae.**

(Bearbeitet von P. Graebner, mit Beiträgen von O. Kirchner.)

Wichtigste spezielle Litteratur: [1])

1. Ascherson, P. Federico Delpino's Einteilung der Pflanzen nach dem Mechanismus der dichogamischen Befruchtung und Bemerkungen über die Befruchtungsvorgänge bei Wasserpflanzen. Bot. Zeitung. Bd. 29. 1871. S. 465 ff.
2. — — Die geographische Verbreitung der Geschlechter von Stratiotes aloides L. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1875. S. 101.
3. — — Die geographische Verbreitung der Geschlechter von Stratiotes aloides L. Verh. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. Bd. 17. 1875. S. 80 f.
4. Ascherson, P. und Graebner, P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Bd. 1. Leipzig 1896—98. S. 396—411.
5. Bolle, C. Weiteres über die fortschreitende Verbreitung der Elodea canadensis. Verh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. 1867. S. 137—147.
6. Caspary, R. Die Blüte von Elodea canadensis Rich. Bot. Zeitung. 1858. S. 313—317.
7. — — Die Hydrilleen. Jahrbücher f. wissensch. Bot. Bd. 1. 1858. S. 377—792.
8. — — Über das Vorkommen der Hydrilla verticillata Casp. in Preussen, die Blüte derselben in Preußen und Pommern und das Wachstum ihres Stammes. Verh. 35. Vers. deutscher Naturf. u. Ärzte. Königsberg 1860. S. 293—310.
9. Chatin, A. Anatomie comparée des végétaux. I. Plantes aquatiques. Paris 1856.
10. Döll, J. Ch. Flora des Grossherzogtums Baden. I. 1857.
11. Duval-Jouve, J. Note sur quelques plantes dites insectivores. Bull. Soc. Bot. France, vol. 23. 1876. S. 131.
12. Frank, A. B. Über die Lage und die Richtung schwimmender und submerser Pflanzenteile. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Bd. 1. Heft 2. 1872 S. 31—86.
13. Glück, H. Die Stipulargebilde der Monokotyledonen. Heidelberg 1901.
14. — — Biologische und morpholcgische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. II. Teil. Jena 1906.
15. Hartmann, C. Huru Hydrocharis morsus ranae fortplantar sig i kallare trakter. Bot. Notiser. 1863. S. 17—21.
16. Holm, Th. Recherches anatomiques et morphologiques sur deux Monocotylédones submergées. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar. Bd. 9. No. 13. 1885.
17. Horn. P. Zur Entwickelungsgeschichte der Blüte von Elodea canadensis Casp. Arch. d. Pharm. 3. Reihe. 1. Bd. 1872. S. 426—433.
18. Irmisch, Th. Über das Vorkommen von schuppen- und haarförmigen Gebilden innerhalb der Blattscheiden bei monokotylischen Gewächsen. Bot. Zeitung. 1858. S. 177—179.
19. — — Bemerkungen über einige Wassergewächse. Bot. Zeitung. 1859. S. 353—356.
20. — — Beitrag zur Naturgeschichte des Stratiotes aloides. Flora 1865. S. 81—91.

[1]) Vgl. die allgemeine ökologische Literatur S. 24 ff., im folgenden Text mit fetten Ziffern zitiert.

21. Johannsen. W. Om Fröhviden og dens Udvickling hos Byg. Carlsberg Laborat. 1864.
22. Karsten, G. Über die Entwickelung der Schwimmblätter bei einigen Wasserpflanzen. Bot. Zeitung. 1888. S. 565 ff., 581 ff.
23. Keilhack. K. Über Hydrocharis. Zeitschr. d. Deutschen geologischen Gesellsch. Bd. 49. 1897. S. 698.
24 Klinsmann. Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte von Stratiotes aloides. Bot. Zeitung 1860. S. 81—82.
25. Kretzschmar, P. Über Entstehung und Ausbreitung der Plasmaströmung infolge von Wundreiz. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 39. 1903. S. 273—304.
26. Le Maout. E. et Decaisne, J. Traité général de Botanique descriptive et analytique. Paris 1868. S. 637—639.
27. Lorenz, H. Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Winterknospen von Hydrocharis morsus ranae, Utricularia vulgaris und Myriophyllum verticillatum. Inaug.-Diss. Kiel 1903.
28. Lundberg, S. O. Är Hydrocharis tvåbyggare? Bot. Notiser, 1865. S. 108.
29. Müller, J. F. Die Entwickelung von Vallisneria spiralis. Hanstein's Botan. Abhandl. Bd. 3. 1878. S. 31 – 70.
30. Nolte, E. F. Botanische Bemerkungen über Stratiotes und Sagittaria. Kopenhagen 1825.
31. Richard, L. C. Mémoire sur les Hydrocharidées. Mém. de l'Inst. de France. 1811. II. S. 1—81.
32. — — Analyse botanique des embryons endorhizes ou monocotylédonés. Ann. du Muséum. 17. 1811. II. S. 223—251, 442—487.
33. Rohrbach, P. Beiträge zur Kenntnis einiger Hydrocharideen nebst Bemerkungen über die Bildung phanerogamer Knospen durch Teilung des Vegetationskegels. Abh. naturf. Ges. Halle. Bd. 12. 1871. S. 51 - 114.
34. Sanio, C. Einige Bemerkungen in Betreff meiner über Gefässbildung geäusserten Ansicht. Bot. Zeitung, 1865. S. 165 ff.
35. Schäfft, Über Elodea canadensis bei Wittenberge. Verh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. 1866. S. 157.
36. Schenck, H. Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Cassel 1886.
37. Schencke, P. Über Stratiotes aloides. zur Familie der Hydrocharideen gehörig. Dissert. Erlangen 1893.
38. Schilling, A. U. Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen. Flora, Bd. 78. 1894. S. 280 - 360.
39. Seehaus, C. Über Elodea canadensis Rich. im unteren Oderlauf und ihr Zusammentreffen mit Hydrilla dentata Casp. Verh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. 1870. S. 92—109.
40. — — Hydrilla verticillata (L. fil.) Casp. var. pomeranica (Rchb.) Casp. Verhandl. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. 2. 1860. S. 95—102.
41. Staub, M. Ein Beitrag zur Geschichte von Stratiotes aloides L. Ref. in Bot. Jahresb. Bd. 24, 1896. Abt. 2. S. 34.
42. Terras, J. A. Notes on the germination of the winter buds of Hydrocharis morsus ranae. Trans. and Proc. bot. soc. Edinburgh. Vol. 21. 1894. S. 318.
43. Treviranus, L. C. Vermischte Bemerkungen. Bot. Zeitung, Bd. 15. 1857. S. 697.
44. Van Tieghem. Ph. Recherches sur la symmétrie de la structure des plantes vasculaires. Ann. d. sc. nat. Bot. sér. V. t. 13. 1870—71. S. 5—314.
45. Vries, H. de. Over de geographische Verspreiding van Stratiotes aloides L. Nederl. Kruidk. Arch. I. 1872. S. 203 ff.
46. Wächter, W. Beiträge zur Kenntnis einiger Wasserpflanzen. Flora. Bd. 83. 1897. S. 367—397.
47. Weinrowsky, P. Untersuchungen über die Scheitelöffnungen bei Wasserpflanzen. Fünfstücks Beitr. z. wissensch. Botanik. 1898. S. 205.

48. Wylie, R. B. The morphology of Elodea canadensis. Contributions from the Hull Botanical Laboratory. 52. Bot. Gaz. vol. 37. 1904. S. 1—22.

Allgemeines.

Die ebenso interessante als vielgestaltige Familie läßt sich nach ihren verwandtschaftlichen Verhältnissen nur dann verstehen, wenn man die außereuropäischen Gattungen und Arten mit betrachtet. In unser Gebiet ragen nur 5 Arten hinein, die als Repräsentanten von 4 sehr verschiedenartig aussehenden Gruppen zu betrachten sind und 2 Unterfamilien angehören, deren Verwandtschaft man eben ohne das Vorhandensein ausländischer Formen kaum erkennen könnte. Von einer dritten Unterfamilie, der *Halophiloideae*, ist erst vor einigen Jahren ein sonst im Indischen Ozean verbreitetes Seegras *Halophila stipulacea* auf der Insel Rhodos gesammelt worden. Aschersons Arbeiten haben uns (vgl. die *Zostereae* und *Cymodoceae* S. 516—543) über die interessante Lebensform der Seegräser aufgeklärt und gezeigt, wie die Vertreter verschiedener Familien, namentlich der *Potamogetonaceae* und der *Hydrocharitaceae* unter den gleichen Lebensbedingungen als Bewohner des Meeresgrundes der Küsten so völlig gleiche Gestalt und auch Blüten- und Befruchtungsverhältnisse annehmen, daß nur ein genaues Studium der Formenkreise ihre Zugehörigkeit unzweifelhaft erkennen läßt.

Die 2 Unterfamilien des Gebietes, die *Vallisnerioideae* und *Stratiotoideae*, sind schon anatomisch dadurch verschieden, daß bei den ersteren, zu denen die Gattungen *Hydrilla*, *Helodea* und *Vallisneria* gehören, echte Gefäße in den Gefäßbündeln nicht zur Ausbildung gelangen. Bei unseren Arten dieser Unterfamilie lösen sich meist die männlichen Blüten vor der Entfaltung an ihrer Einfügungsstelle ab und schwimmen dann entfaltet frei auf dem Wasser, nur bei (in Europa noch nicht beobachteten Formen der) *Helodea* werden auch die männlichen Blüten durch eine verlängerte Perigonröhre über die Wasseroberfläche gehoben (vgl. auch *Hydrilla*). Der Fruchtknoten dieser Gruppe besteht meist aus 3, selten aus 2, 4 oder 5 Fruchtblättern, deren Samenleisten nur wenig in das Innere des Fruchtknotens vorspringen. Die Blätter sind stets sitzend, kleingesägt oder gezähnt, entweder in Quirle gestellt und dann kurz, oder sie sind lang linealisch, in grundständige Rosetten gestellt, grasartig, schlaff. — Bei den *Stratiotoideae* sind echte Gefäße und Spaltöffnungen vorhanden; auch die männlichen Blüten bleiben bis zum Schlusse der Blütezeit sitzen; der Fruchtknoten besteht aus 6 bis 15 Fruchtblättern, deren Samenleisten weit in das Innere des Fruchtknotens vorspringen und sich dort berühren. Die Blätter stehen spiralig in Rosetten, entweder sitzen sie, sind dann ganz oder teilweise untergetaucht, starr und stachelig gezähnt, oder sie sind gestielt, dann schwimmen sie auf der Wasseroberfläche und sind ganzrandig (4).

1. Unterfamilie. Vallisnerioideae.

1. Gattung. Hydrilla Casp.

1. Hydrilla verticillata Casp.

Hydrilla und *Helodea* bilden zusammen die Tribus der *Hydrilleae*, die von der als einziger Vertreterin der *Vallisnerieae* bei uns vorkommenden *Vallisneria* dadurch verschieden sind, daß die Blätter in Quirlen an verlängerten ästigen, meist langflutenden Laubstengeln angeordnet sind; sie sind einnervig und nicht

über 2 cm lang. Die Blüten sind eingeschlechtig, polygamisch oder zweigeschlechtig, die männlichen in 1—3 blütigen, sitzenden Spathen eingefügt, die weiblichen und Zwitterblüten mit einem fadenförmig verlängerten Halsteil des Fruchtknotens. Die Samenanlagen sind ortho- bis anatrop.

Hydrilla verticillata Casp. ist in Mitteleuropa nur in einigen Teilen des südlichen Ostpreußens, wo sie zuerst 1856 durch Sanio festgestellt, später namentlich durch Caspary vielfach gesammelt wurde, etwas verbreiteter; außer diesem Verbreitungsbezirk ist sie seit etwa 1820 im Dammschen See bei Stettin bekannt, wo sie auch in einigen dort hineinmündenden Armen der Oder beobachtet worden ist: erst im vergangenen Jahre wurde sie vom Lehrer Twachtmann vor den Toren Berlins beim Müggelschlößchen im Müggelsee[1]) beobachtet. Da sie seit längerer Zeit von Aquarienliebhabern gezüchtet wird und auch bei der Versendung von Fischbrut Verwendung findet, so ist es möglich, daß sie noch anderwärts verschleppt auftreten wird. Außerhalb des Gebietes ist sie an einer Reihe von Fundorten anschließend an das Ostpreußische Verbreitungsgebiet im Europäischen Rußland bekannt geworden. Außerdem wächst die Art noch in Süd- und Ost-Asien, nördlich bis zum Amur, dann in Australien, auf Mauritius und Madagascar und auch im oberen Nilgebiet, sie hat also, wie eine Reihe anderer, namentlich systematisch isoliert stehender Wasserpflanzen, eine sehr disjunkte Verbreitung. — Bei Stettin wächst die Pflanze nach Seehaus (40) im aufgewühlten schlammigen Diluvialton; besonders an solchen Stellen, wo sich kreuzende Strömungen größere Schlammablagerungen bewirkt haben, sind reichliche Kolonien der Art zu finden, wie ich auch mit Ascherson bestätigen konnte. An solchen Orten lebt die Pflanze in ausgedehnten ziemlich dichten Beständen (der ausgeworfene Haken bringt meist größere Mengen herauf) fast ganz allein ohne Gesellschaft, nur hin und wieder ist *Ceratophyllum demersum*, *Tolypellopsis stelligera* oder *Chara fragilis* eingemischt. Zumeist findet sie sich in einer Tiefe von 1,5 bis 2,5 (wohl kaum unterhalb 3) m, bei sinkendem Wasserstande sind ihre Standorte oft nur etwa 3—6 dm unter der Wasseroberfläche. Wird der Grund des Gewässers durch Ausbaggerung verändert oder durch regelmäßigen Schiffsverkehr eine stärkere Wasserbewegung hervorgerufen, so verschwindet die Pflanze meist ganz; auch wenn durch Zuführung von Schmutzstoffen etc. die Vegetationsbedingungen für andere Wasserpflanzen mit stärkerer Stoffproduktion, wie *Potamogeton perfoliatus* etc., besser werden, kann *Hydrilla* dieser Konkurrenz nicht Widerstand leisten.

In der Tracht ist *Hydrilla verticillata* der Wasserpest *Helodea* außerordentlich ähnlich, so daß sie selbst von Koch mit ihr identifiziert wurde, unterscheidet sich aber von ihr außer durch die oft größere Zahl der Blätter im Quirl, durch die zugespitzten, gezähnten, nicht gesägten Blätter, deren Zähne am Rande um mehrere Zellen hervorragen, außerdem durch das einzelne „adossierte“ Vorblatt der Zweige und die gefransten Achselschüppchen.

Primäre Wurzeln sind nach Caspary (7, S. 395) nicht vorhanden, sondern lediglich Adventivwurzeln: meist eine, seltener 2—3 an den Stengelknoten, am Grunde der Laubstengel noch mehrere, kommen zwischen dem Blatte und dem Stengel oft zugleich mit dem Zweige zum Vorschein. Ebenso, wie es schon oben bei einigen *Potamogetonaceae* beschrieben und abgebildet wurde, haben wir auch hier „windende“ Wurzeln. Die Wurzeln wachsen nicht gerade in den Schlamm hinab, sondern sind (meist mehr oder weniger unregelmäßig) korkenzieherartig gebogen (Fig. 401, 1). Wie a. a. O. auseinandergesetzt ist, haben die Krümmungen sicher den Zweck, eine bessere Verankerung der Pflanzen zu bewirken, gerade Wurzeln würden sich leicht aus dem meist losen Boden heraus-

[1]) Vgl. Verhandl. d. Botan. Vereins der Prov. Brandenburg Bd. 49, 1907, S. XXXVII.

ziehen. Verzweigungen sind nicht vorhanden, ebenso fand Caspary keine Wurzelhaare. Die Farbe der Wurzeln ist anfangs weißlich, später bräunlich. Durchzogen wird die Wurzel von einem zentralen Leitzellenbündel, welches wie das des Stengels einen Luftkanal enthält. Die Rinde wird von kürzeren Parenchymzellen gebildet.

Die Stengel sind während der Vegetationszeit meist langgestreckt, sie werden bis 3 m lang, sind dabei dünn, fast fadenartig erscheinend, nicht über 1 mm dick. Je nach der Wassertiefe und der Geschwindigkeit der Strömung schwankt die Länge der Stengelglieder von etwa 1—3 oder gar bis 8 cm Länge. Dadurch wird die Tracht natürlich stark verändert und Caspary[1] (6) unterscheidet danach einige Formen, mit denen auch Blattformabänderungen Hand in Hand gehen. Die Form des flachen Wassers (var. *tenuis* Casp.) hat nur bis 1 cm lange, sehr dünne Stengelglieder, ihre Blätter werden etwa 1 cm lang



Fig. 401. *Hydrilla verticillata.*
1. „Windende" Wurzeln. 2. var. gracilis Casp. mit einer Winterknospe. 3—5. Verschiedene Winterknospen der typischen Form, bei 5 eine des Spätsommers. 1 : 1. (Orig.)

und 2 mm breit, sie ist sehr selten; im tiefen Wasser wächst var. *gracilis* Casp. (*Udora pomeranica* Rchb.) mit bis 8 cm langen Stengelgliedern und 0,5—2 cm langen, 2—5 mm breiten Blättern. Eine var. *inconsistens* Casp. hat abwechselnd kurze und bis über 5 cm lange Stengelglieder, ihre Blattlänge variiert zwischen 2 mm und 2 cm, die Breite beträgt etwa 1 mm oder wenig mehr.

Die Stengel sind meist reich verzweigt mit den Hauptstengeln ähnlich gebauten oder oft mit kurzen Stengelgliedern versehenen Seitenzweigen, deren jeder am Grunde mit einem der Abstammungsachse zugewendeten, stengelumfassenden einnervigen Vorblatte beginnt. Die Mehrzahl der Stengel ragt frei flutend

[1]) Monatsbericht der Akad. Berlin 1857. 40 ff.

in das Wasser vor: am Grunde der Stengel entstehen aber auch im Schlamme kriechende Sprosse, die bei Verkümmerung der Blätter ziemlich verlängerte, bleiche Stengelglieder besitzen, die meist schnurgerade unter der Oberfläche gestreckt erscheinen (Fig. 402, 1) und am Ende meist winterknospenartig (vgl. unten) anschwellen, während des Sommers aber sogleich an der Spitze wieder in das Wasser hinauswachsende Triebe erzeugen. Dadurch ist die vegetative Vermehrung eine sehr ausgiebige, und die Rasen- resp. Bestandbildung an der Stelle einmaliger Ansiedelung wird verständlich. Auf dem Schlamme niedergestreckte Stengel wurzeln häufig an einzelnen Knoten, meist abwechselnd an einem und einem nicht, oder die Wurzeln bleiben an 2 Knoten aus, seltener treten sie an hintereinander folgenden Knoten meist kurzgliedriger Sprosse auf. Hin und wieder biegt auch die Spitze des flach streichenden Stengels nach unten, einen unterirdischen Schlammsproß bildend, der sich dann gleichfalls an der Spitze verdickt und dort, ebenso wie die seitenständigen Schlammsprosse, einen Büschel von Wurzeln und meist mehrere Laubsprosse treibt.

Die Anatomie des Stengels ist recht bemerkenswert, namentlich da die Luftgänge in ihm ziemlich spät entstehen. Ähnlich wie es bei den *Potamogetonaceen*

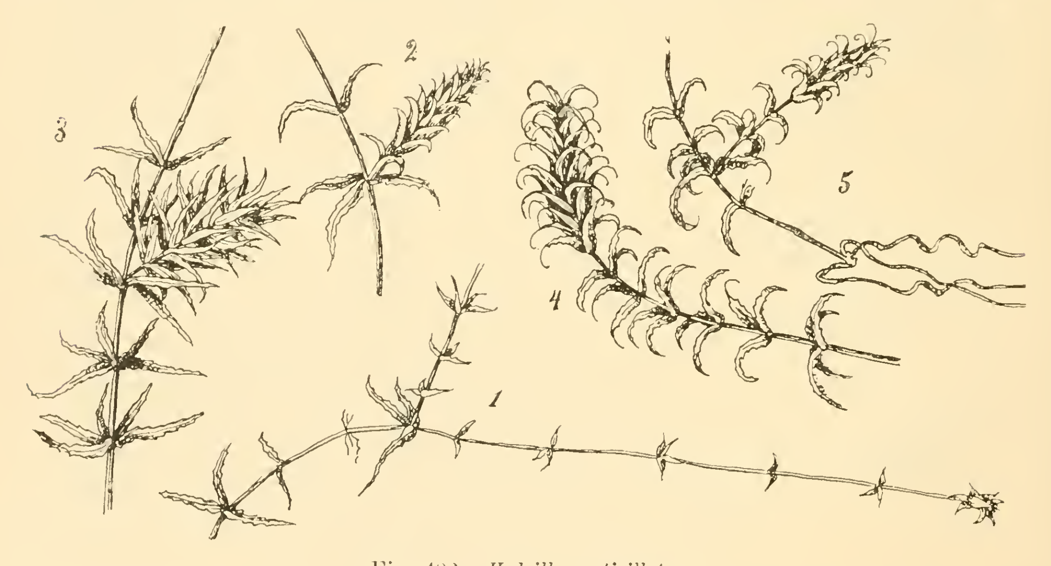


Fig. 402. *Hydrilla verticillata.*

1. Schlammtrieb mit verdickter überwinternder Endknospe. 2. Typische verhärtete Winterknospe. 3. Laubsproßähnliche Winterknospe. 4, 5. var. crispa Casp. mit einer end- und einer seitenständigen Winterknospe, die durch zurückgebogene Blätter kletten. 1 : 1. (Orig.)

beschrieben wurde, besitzt der ausgewachsene Stengel einen allerdings ziemlich engen zentralen Kanal, der schon im jugendlichen Stengel durch Resorption von Zellen entsteht. Dicht hinter dem Vegetationskegel, etwa unter dem fünftjüngsten Blattquirle, findet sich ein zentraler Strang von ringförmig verdickten Zellen, welcher sich durch etwa 6—7 Stengelglieder hinzieht. Die Querwände zwischen diesen ring- und spiralförmig verdickten Zellen werden nicht durchbrochen, es kommt also nicht zur Bildung echter Gefäße. Sobald der Stengel annähernd seine normale Dicke erreicht hat, werden die Zellwände resorbiert, und an Stelle der Zellen tritt der Gang (8, S. 300). Über die mutmaßliche Funktion dieser zentralen Gefäßgänge vgl. das bei den *Potamogetonaceae* (S. 112) gesagte. Eine Verbindung des Zentralstranges in seinem oberen Teile mit den Blättern durch Seitenstränge war nach Caspary nicht zu bemerken; drei Stengelglieder unter

dem obersten Ende fingen die Querwände der Zellen an sehr schief zu werden und der zentrale Strang zeigte Anfänge von Seitensträngen, die für die Blätter bestimmt sind. Die in die Blätter abgehenden Stränge bestehen zunächst aus nur einer oder aus zwei nebeneinander liegenden Zellen. In den drei unteren Knoten des Zentralstranges durchzogen sie die ganze Breite der Rinde und

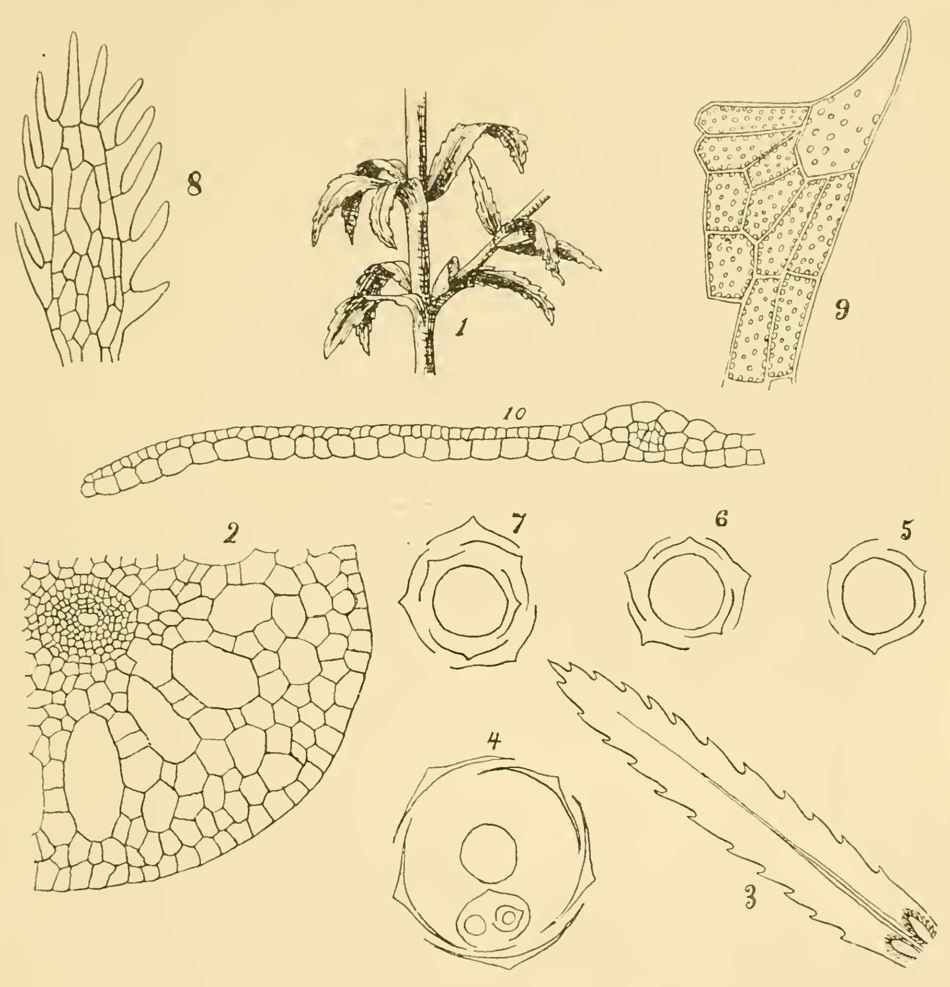


Fig. 403. *Hydrilla verticillata.*

1. Zweigstück mit einem Seitenzweig, an dessen Grund das unterste stengelumfassende Blatt; 2 : 1. 2. Stengel-Querschnitt; 40 : 1. 3. Blatt, am Grunde die zwei Squamulae intravaginales; 5 : 1. 4. Schema eines 5gliedrigen Blattquirles mit einer Seitenachse 1. und 2. Ordnung. 5. Schema eines 3gliedrigen, 6. eines 5gliedrigen, 7. eines 7gliedrigen Blattquirles. 8. Achselschüppchen (Squamula intravaginalis); 40 : 1. 9. Blattzahn; 390 : 1. 10. Blatt-Querschnitt; 125 : 1. (Nach Caspary).

drangen über diese hinaus in den Blattgrund. Die Verdickungen all dieser Zellen bestehen nicht aus Ringen, sondern aus Bruchstücken derselben (8, S. 301. Fig. 45), die sich leicht isolieren lassen. Bei einigen sehr dicken Stengeln sah Caspary mehrere. bis 4 kleinere Gänge statt des einen Zentralstranges. In einem Falle fand derselbe Forscher (8, S. 302), daß sich in den Zellen des Zentralstranges keine ringförmigen Verdickungsleisten ausgebildet hatten. — Die Schutzscheide ist bei *Hydrilla* weniger gut um den Gefäßbündelstrang ausgebildet, an vielen

Pflanzen konnte sie überhaupt nicht gefunden werden, an andern dagegen deutlich, so daß auch die Caspary'schen Punkte sichtbar werden. — Die äußerste Zellschicht ist chlorophyllhaltig, nicht als eigentliche Epidermis ausgebildet und spaltöffnungslos.

Schon im Hochsommer bilden sich an den meisten Trieben zahlreiche Winterknospen aus, die je nach der Abänderung, der die betr. Pflanze angehört und je nach dem Zeitpunkte des Entstehens sehr verschieden gestaltet erscheinen (vgl. Fig. 401, 2—5; 402). Die oben erwähnten Formen mit ziemlich verlängerten Stengelgliedern und geraden Blättern erzeugen meist schon ziemlich frühzeitig seiten-(blattachsel-)ständige Knospen, deren Blätter dicht schuppenartig aufeinander gelagert sind und nur einen ganz kurzen Teil ihrer Spitze frei lassen (Fig. 402, 2); diese Knospen werden oft sehr dick und hart, ihre Blätter sind vollständig mit Reservestärke, und zwar mit der Kartoffelstärke ähnlich exzentrisch geschichteter (vgl. 7, t. XXVII, Fig. 35—37) gefüllt, so daß sie selbst beim Eintrocknen ihre Gestalt nicht verlieren, sondern fast holzig erscheinen. Bei der Form *crispa* mit zurückgekrümmten Blättern macht sich dieses Merkmal auch an den Winterknospen bemerkbar; die mit den unteren Teilen gleichfalls fest aneinander liegenden Blätter stehen in ihren oberen ab und zwar öfter so, daß sie (mehr oder wenig bogig zurückgekrümmt) als Verbreitungsmittel zu dienen geeignet sind. Je später aber die Winterknospen angelegt werden, desto mehr werden sie meist kurzgliedrigen Zweigen ähnlich, der untere, verdickte, stark stärkeführende Teil der fest aufeinander liegenden Blätter tritt allmählich zurück und der obere spreitenartige, mehr oder weniger abstehende Teil wird größer (Fig. 401, 5; 402, 3). Namentlich die Spitzen von Trieben, die im Spätherbst aufgenommen waren, zeigten äußerlich nicht viel Abweichungen von kurzen Laubtrieben, nur der Querschnitt ließ noch eine deutliche Verdickung der Stengel und der Blattbasen erkennen. — Mit Beginn des Winters gehen alle vegetativen Teile mit Ausnahme dieser Winterknospen, die zu Boden sinken, und der im Boden steckenden Spitzen der Schlammsprosse (vgl. Fig. 402, 1) zu Grunde, sie zerfallen durch Fäulnis (Seehaus in 7, S. 398). Bereits Mitte August werden, nachdem die Pflanze im Juli ihre Hauptentwicklung durchgemacht hat, die Stengel spröde und brüchig, das tiefe Grün der Blätter und Stengel wird schmutzig und bräunlich. Bereits am 19. August fand Caspary die Pflanzen für anatomische Untersuchung ganz unbrauchbar, im Oktober sah Seehaus nur zerbrochene Stengelfragmente, die ganz in Fäulnis übergegangen waren; an seichteren Orten indessen fand sie Jaenicke noch im Oktober in besserem Zustande. Ascherson und ich sammelten sie um Mitte August noch in sehr gutem Zustande.

Die schuppenartigen Blätter typischer Winterknospen sind am Grunde mehr oder weniger dreieckig bis lanzettlich, sie sind nicht lebhaft grün, sondern weißlich-grün oder zuletzt gar bräunlich, meist am Grunde dunkler und an der Spitze heller gefärbt. Mit Ausnahme des zentralen Bündels und der Endknospe sind alle Teile dicht mit der oben erwähnten Stärke gefüllt.

Caspary hatte eine Zeit lang vergeblich versucht, die Winterknospen der *Hydrilla* zur Keimung zu bringen, in kleineren Behältern aufbewahrt, verdarben sie; als er sie aber in eingesenkten Bassins im Freien überwintern ließ, keimten sie im Frühjahre reichlich (8, S. 303). Es war aber auch jetzt noch sehr schwierig, sie am Leben zu erhalten, denn es zeigten sich zwei sehr gefährliche Feinde, Algen (*Cladophora*- und *Spirogyra*-Arten) und Schnecken (*Limnaeus*-Arten). Die Algen, die die Pflänzchen umgaben, vermochten bald sie zu ersticken, die Schnecken fraßen *Hydrilla* viel lieber als z. B. *Nymphaea*-, *Nuphar*-Pflänzchen oder Algen, namentlich zernagten sie die Endknospen und durchfraßen die Stengel. Diese Tatsache erscheint wichtig, da sie für die Lebensgeschichte der Pflanze von einschneidender Bedeutung sein muß; ihre geringe Widerstandsfähigkeit gegen

die Angriffe der Algen und Schnecken ist wohl sicher der Grund für die große Seltenheit der Pflanze und für die Schwierigkeit ihrer Kultur.

Die Blätter stehen zu 2 bis 8 in jedem Quirl, sie sind meist linealisch, selten linealisch-lanzettlich, 0,5, meist bis 1,5, selten bis 2 cm lang oder gar noch länger, zugespitzt-stachelspitzig mit stachelspitzigen vorwärts abstehenden Zähnen. Wie schon oben bemerkt, sind sie in ihrer Länge und Breite einigermaßen veränderlich und zwar in gewisser Beziehung zur Länge der Stengelglieder. Bei der bisher nur im südlichen Asien beobachteten var. *brevifolia* Casp. sind die Blätter bis 6 mm, öfter nur 4 mm lang und dabei 2—3 mm breit, bei der ceylonisch-javanischen var. *longifolia* werden die Blätter bis über 2 cm lang, fast ebenso lang und nur etwa 1 mm breit sind sie bei unserer var. *inconsistens* Casp. Bei den meisten Formen sind die Blätter flach und gerade, so bei unserer var. *gracilis* Casp. mit 0,5—2 cm langen und 2—5 mm breiten Blättern und der seltenen var. *tenuis* Casp. mit etwa 1 cm langen und 1 mm breiten Blättern. Bei der var. *crispa* Casp. sind die Blätter derber, meist kraus und bogig zurückgekrümmt, meist 0,5—1,5 cm lang und 2—2,5 mm breit (4, S. 400). — Die Zahl der Zähne am Rande schwankt je nach der Länge des Blattes, bei unseren Formen meist zwischen 8—25 an jeder Seite.

Die Anatomie des Blattes ist ziemlich einfach (Fig. 403, 10). Nur ein mittleres Gefäßbündel ist vorhanden, dieses besitzt ebenso wenig wie der Stengel Gefäße und besteht nur aus 2 Schichten von chlorophyllhaltigen Zellen, nur in der Nähe des Mittelnerven aus 3, zwischen welch letzteren sich dann deutliche luftführende Interzellularräume befinden. Von den 2 Schichten des Blattparenchyms besteht die der Oberfläche aus erheblich größeren, etwa doppelt so großen als die der Unterseite. An den Rändern ist ein mechanischer Randnerv, wie ihn die meisten Wasserpflanzen sonst besitzen, nicht einmal angedeutet. Die Zellen des Blattrandes sind auch, abweichend von der Mehrzahl der verwandten Gattungen, kaum länger und schmäler als die übrigen Zellen des Blattparenchyms. Die langgestreckten Zellen des Gefäßbündels sind mit grünlich-grauem körnigem Inhalt versehen, (nach Caspary) Proteïnstoffen mit etwas Chlorophyll (7, S. 389). Die Blätter sind spaltöffnungslos, aber wie der Stengel von einer Cuticula überzogen.

Die Zähne entwickeln sich am jungen Blatte zunächst ziemlich entfernt vom Blattgrunde, unter der Mitte des Blattes, indem die Wand einer Zelle sich papillös nach außen wölbt, und zwar befindet sich die Wölbung zunächst in der Mitte der Zelle, rückt dann allmählich auf die der Spitze des Blattes zugekehrte Seite. Schließlich nimmt dann der Zahn die ganze Breite der Zelle, aus der er sich erhob, ein und wird durch einige andere unter ihm befindliche, sich in der Richtung der Zahnlänge streckende Zellen über den Blattrand herausgehoben (Fig. 403, 9). Die obere, die Spitze des Zahnes bildende Zelle führt nur an ihrem Grunde etwas Chlorophyll, ist sonst im oberen, etwas aufwärts gebogenen Teile braun.

Das unterste Blatt jedes Zweiges ist eiförmig und stengelumfassend, an den Rändern gezähnt und in einen Zahn auslaufend. Bei der ersten Seitenachse ist die Öffnung dieses Blattes, also die Blattränder, dem Ursprungszweige abgewandt, entsteht aber in der Achsel dieses untersten Blattes eine Seitenachse und event. in deren unterster Blattachsel auch noch eine Seitenachse, also Seitenachsen zweiter und dritter Ordnung (resp. Zweige dritter und vierter Ordnung), so ist in diesem Falle der Rücken des Blattes der betr. Ursprungsachse abgewandt (7, S. 392). Dieses einzelne Blatt ist nicht als ein aus zwei Blättern verbundenes zu betrachten, da es wie alle Blätter nur einen Mittelnerven besitzt.

Die Stellung der Blätter ist, wie bemerkt, sehr veränderlich, sie stehen in 3-, 4-, 5-, 6-, 7-, 8- oder gar 9zähligen Quirlen mit dachziegeliger Deckung (Fig. 403, 4—7). Der oder die unteren Quirle haben nur 3 Blätter mit $^{1}/_{3}$-Stellung,

die darauffolgenden (die meisten) Quirle haben 5 Blätter in $^2/_5$-Stellung, auch Quirle mit 7 Blättern, die $^3/_8$-Stellung zeigen, sind häufig, seltener dagegen Quirle mit gerader Blattzahl (7. S. 393; 8. S. 305). Meist finden sich abwechselnd Blätter mit und solche ohne Knospen in der Achsel (19. S. 356).

Die Achselschüppchen (Squamulae intravaginales) befinden sich stets zu 2 in der Achsel jedes Blattes und sind, wie als Unterschied von *Helodea* angegeben wurde, gefranst. Ihre Gestalt ist länglich-linealisch, 4—9 obere Randzellen sind in zylindrische Fortsätze ausgezogen (Fig. 403, 3 u. 8), deren Wände im Alter braun werden. Die Achselschüppchen sind außerordentlich zart, sie verwesen daher schnell und sind etwa 1 dm unterhalb der Stengelspitze nicht mehr zu finden.

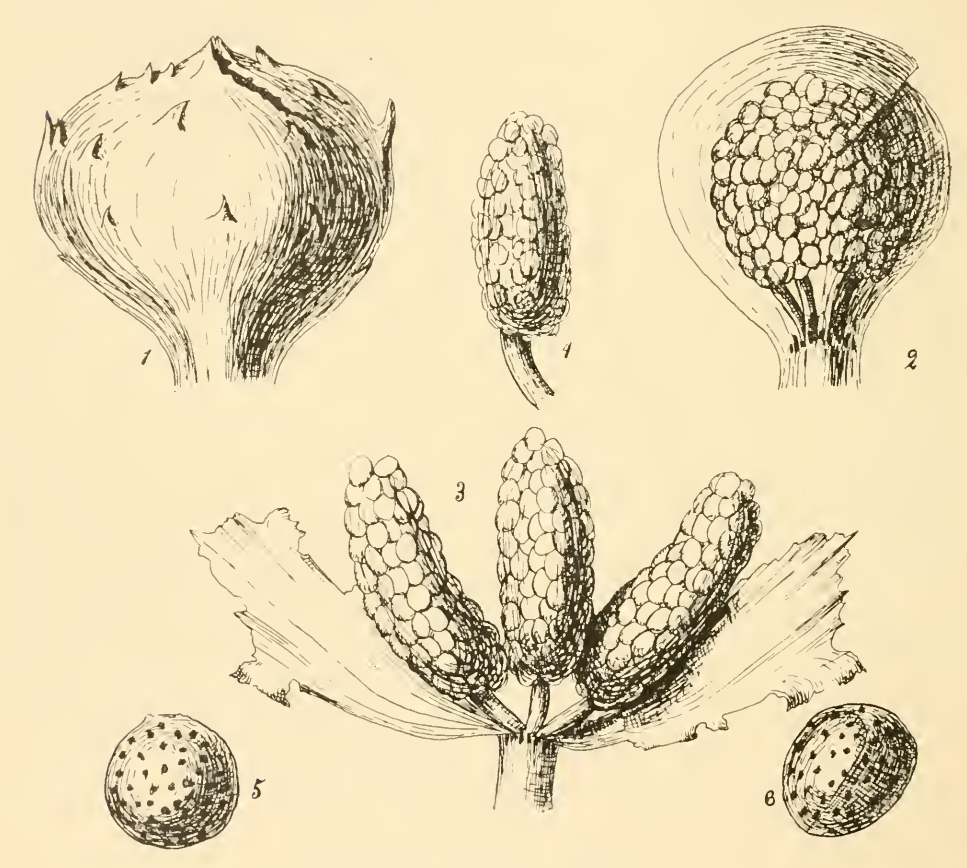


Fig. 404. *Hydrilla verticillata.*

1. Männliche Spatha, oben zweilappig sich öffnend. 2. Männliche Blüte nach Entfernung der Spatha. 3. Dieselbe künstlich geöffnet, die feinen Hüllen zerrissen. 4. Einzelnes Staubblatt. (1—4 30 : 1.) 5, 6. Pollenkörner. — (Original.)

Die Blütenverhältnisse sind außerordentlich schwierig und mannigfaltig. Zunächst kommt die Pflanze im tieferen Wasser oft nicht zur Blüte, und unter großen Massen eingesammelter Exemplare fand sich oft nicht eine Blüte, auch in der Kultur entwickeln sie sich oft nicht oder nur spärlich. An den meisten Standorten geht die Vermehrung daher fast ausschließlich auf vegetativem Wege vor sich. Die Blüten sind klein und unansehnlich, meist nur bis kaum 5 mm im Durchmesser, sie sind monözisch oder wie es scheint bei

uns zweihäusig, denn bei uns, und überhaupt in Europa, wurden bisher männliche Blüten noch nicht beobachtet. Sie wurden neuerdings vielfach etwa folgendermaßen beschrieben.

Die männliche Spatha ist fast kugelig, zugespitzt, sie ist oberwärts mit etwa 7 stachelartigen, zuletzt braunen Höckern besetzt und reißt später an der Spitze unregelmäßig zweilappig ein. Die Blüten sitzen einzeln in der Spatha und lösen sich zur Blütezeit ab, um ähnlich wie die von *Vallisneria* (vgl. dieselbe) auf dem Wasser schwimmend zu verstäuben. Ihre äußeren Perigonblätter sind länglich-lanzettlich, die inneren sind schmäler und etwas kürzer (40, 4).

Das ist zweifellos wenigstens an den von mir gesehenen Blüten unrichtig, die ebenso wie die früher bekannten aus Asien stammen. Sowohl die von Caspary erwähnten, anscheinend unvollkommenen resp. bereits verblühten, als die von Haßkarl und Blume beschriebenen stimmen mit den mir vorliegenden auf Fig. 404 abgebildeten im wesentlichen überein. Von Pflanzen aus dem Herbarium Willdenow sagt Caspary (7 S. 419) folgendes: Spatha flor. masc. subglobosa, sessilis, superne setis longioribus circiter 7 apice brunneis muricata (die Borsten sind an Willdenows Pflanze etwas länger). Flos masculus inclusus, breviter pedicellatus (in der Fußnote bemerkt er, die Blütenteile waren leider zerstört). — Blume sagt von der männlichen Blüte (die Haßkarl'schen Angaben in Klammer): Flos masc. axillaris, 3—4 (5—7 H.) verticillum formantes. Spatha sessilis subglobosa (subtrigona H.), superne muricata, vertice denique late rumpens (bivalvis, valvis foliis parallelis H.), breviter pedicellata. Pollinis grana magna, globosa, cuticula minutissime tuberculato-incrassata. — Caspary bemerkt dann weiter (7, S. 423): Die männlichen Blüten aller Pflanzen, welche mir zu Gebote standen, zeigten beim Aufweichen Sepala, Petala und Antheren so verklebt, daß ich nichts recht unterscheiden konnte, nur der Pollen war deutlich.

Bei den von mir gesehenen Pflanzen saßen einige männliche Blüten einzeln oder zu 2 im Blattquirl, sie waren wenig über 1 mm lang und breit. Die Spatha ließ sich ziemlich leicht in die schon von den früheren Schriftstellern beschriebenen 2 Klappen, die oben schon durch eine Querspalte angedeutet waren, zerreißen. Die Stacheln stehen anscheinend regellos auf der Fläche der Klappen und am Rande des Querspaltes, sie finden sich selbst an einer Pflanze in wechselnder Zahl und Länge, verlaufen am Grunde in eine braune Zelle und sind meist selbst braun gefärbt. An der frei gelegten Blüte war zunächst fast nichts zu erkennen, sie erschien als dünnhäutige Blase, die im Innern zahlreiche Pollenkörner enthält. An einer Blüte war bei richtiger Stellung deutlich das kappenförmig übergreifende Blatt, wie es Fig. 404, 2 zeigt, sichtbar, ablösen ließ sich aber auch dieses trotz aller Vorsicht nicht. Erst durch Entfernung der Luft und Aufhellung des Ganzen ließen sich weitere Differenzierungen erkennen. Es wurden zunächst die langen Leitungszellen dreier Staubfäden sichtbar und dann die Staubfäden selbst. Wie auch Caspary fand, waren die Perigonblätter völlig untereinander und mit den Staubbeuteln verklebt. Das etwas abstehende mützenförmige Perigonblatt ließ sich ein Stück ablösen, aber am Grunde auch nur, wie alle übrigen, durch Zerreißen zurückklappen, irgend eine Andeutung von Leitungsbahnen, die einen Schluß auf die Zahl der verklebten Perigonblätter zuließen, war absolut nicht zu finden, nur am Grunde fand sich ein Kranz dunkelgefärbter rotbrauner Zellgruppen von ungleicher Größe, die aber auch keine Anordnung nach der Dreizahl erkennen ließen. Keinesfalls besteht das Perigon aus mehr als 3 Blättern, auch scheint es mir aus Mangel jedweder mechanisch fester Elemente als nur allerdünnstes Häutchen nicht geeignet zur Trennung und Öffnung der verklebten Blätter. Bei einer jüngeren Blüte gelang es mir, die Perigonblätter von den angeklebten Staubbeuteln und diese von einander zu lösen, ohne Loslösung einer größeren Zahl von Pollenkörnern aus den Antheren. Von ihr

stammen die Abbildungen 3 und 4 der Fig. 104. Bei den nur wenig älteren Blüten quoll sofort bei der Öffnung des Perigons an einer Seite eine Menge von Pollenkörnern hervor und an den Staubfäden blieb nur ein verhältnismäßig kleiner Teil haften. Ein Staubfaden war bereits zusammengefallen. Eine größere Zahl konnte ich leider nicht untersuchen, um das Material nicht zu zerstören. — Der Pollen war kugelig bis etwas länglich, meist lagen die Pollenkörner einzeln, hin und wieder waren aber Tetraden zu erkennen. Die Pollenkörner waren fein körnig-warzig (Fig. 404, 5 u. 6).



Fig. 405. *Hydrilla verticillata.* Zweigstück mit 2 weiblichen Blüten. 1 : 1. (Orig.)

Die weiblichen Blüten sitzen einzeln in einer röhrenförmigen Spatha (Fig. 406, 1), deren Mündung beim Durchbruch der Blüte zweilappig aufreißt. Mitunter ist die Spatha sehr hinfällig, so fand sie Seehaus bei den Pflanzen im Dammschen See; sie verschwindet bei ihnen viel früher als bei den Masurischen und Indischen Pflanzen. Caspary beobachtete, daß die Eigenschaft sich auch in der Kultur erhielt: sehr bald, nachdem die Blüte die Scheide durchbrochen hat, verschwindet die letztere, nur während des Knospenzustandes der Blüten war sie gut erhalten. Die ganze Spatha besteht nur aus 2 dünnwandigen Zellschichten, dadurch ist sie durchscheinend, nur oben am Rande ist sie zu einem Ringwulst verdickt, der aus mehreren querbreiteren

Fig. 406. *Hydrilla verticillata.*

1. Weibliche Blüte mit der oben zweispaltigen Spatha; ca. 5 : 1. 2. Diagramm der Blüte. 3. Blüte mit drei Staminodien; ca. 5 : 1. 4. Querschnitt eines äußeren Perigonblattes; 66 : 1. 5. Samenanlagen in verschiedener Anheftung; 16 : 1. 6, 7. Monströse Blüten, erstere mit stark verlängerter, letztere mit verkürzter gebogener Perigonröhre; 1 : 1 und 6 : 1. 8, 9. Monströse Samenanlagen; 18 : 1. 10. Staminodium; 33 : 1. (Nach Caspary).

Zellen besteht. Am Grunde ist die Spatha ganz kurz (nur im mikroskopischen Bilde sichtbar) gestielt.

Die Perigonblätter sind am Grunde zu einer meist 2—3 cm langen, mitunter aber bis über 1 dm verlängerten Röhre verbunden, vermittels deren die freien Teile der Perigonblätter und die Narben über den Wasserspiegel herausgehoben werden; sie sind in der Gestalt etwas wechselnd, und zwar fand Caspary die Perigonblätter der Stettiner Pflanze etwas breiter als bei der aus den Masurischen Seen und in Indien gesammelten. Die äußeren Perigonblätter sind länglich-eiförmig, etwa $2^1/_4$ bis 3 mal so lang als breit, stumpf und oben kapuzenartig zusammengezogen, sie sind gleichfalls nur 2 Zellschichten dick, nur in der Mitte, wo der nach oben blind endigende Strang der Leitzellen liegt, sind 3 Zellschichten vorhanden (Fig. 406, 4). Die inneren Perigonblätter sind länglich verkehrt-eiförmig, etwas kürzer und nur etwa $^2/_3$ so breit als die äußeren, mit allmählich verschmälertem Grunde und abgerundeter Spitze (8, S. 297). — Bei stark monströsen Blüten ist die Perigonröhre oft stark verlängert, mitunter einschließlich der Spatha in die Höhe gehoben (Fig. 406, 6) oder sie ist sehr verkürzt, dann oft unförmig verdickt und unregelmäßig gekrümmt und verbogen (Fig. 406, 7).

Während die Perigonblätter bei der Mehrzahl der Pflanzen normal ausgebildet waren, zeigten die inneren Glieder, die Geschlechtsorgane, zahlreiche und zwar häufig monströse Abänderungen. Einigemale sah Caspary Blüten, die im Innern des Perigons 6 fadenartige Gebilde aufwiesen (Fig. 406, 3), deren 3 innere oben Narbenpapillen trugen, die den 3 äußeren fehlten. Caspary spricht diese letzten deshalb als Staminodien an, wie sie auch bei *Helodea* bekannt sind; sie sind zylindrisch, etwas zugespitzt und zeigen im Umfange etwa 10 Zellen, die einige kleinere, vielleicht ein rudimentäres Leitbündel darstellende Zellen einschließen. Die Narben waren meist erheblich dicker. Die Griffel (ebenso wie die Staminodien) zeigen fast gar keinen freien Teil, er ist bis zur Spitze mit der Perigonröhre verbunden, nur die Narben sind frei. Die Griffel bilden zusammen mit der Perigonröhre ein außen stielrundes Gebilde, welches innen einen schmalen, meist unregelmäßig erweiterten Kanal einschließt. An den 3 dünnsten Stellen ist die Röhre meist 4 (3—7) Zellagen stark, an denen die äußersten die größten, die innersten die kleinsten Zellen enthalten. Zwischen diesen dünnsten Stellen laufen nach innen vorspringend 3 erheblich dickere Leisten, Gefäßbündel enthaltend, entlang. Anscheinend wechselten alle 4 dreizähligen Quirle miteinander ab. — Der Zellinhalt war bei den Perigonblättern und Narben meist ganz farblos, selten enthielten die äußeren Perigonblätter außen und die Narben einen karmoisinroten Saft. — In keinem Falle sah Caspary bei uns eine Blüte mit 3 regelmäßig entwickelten Narben: wo nur 3 Narben entwickelt waren, waren sie stets von ungleicher Länge, eine oder zwei waren klein und verkümmert (8, S. 297).

Der unterständige Fruchtknoten ist einfächerig, meist mit 3, sehr selten mit 2 Samenleisten, von lanzettlicher Gestalt und verschmälert sich oben in den Halsteil (Fig. 406, 1), nur am Grunde ist er schwach dreikantig, sonst ganz stielrund. In den Interzellularräumen zwischen den 3 äußeren Zellagen führt der Fruchtknoten reichlich Luft. Die innere Höhlung des Fruchtknotens steht mit dem oben beschriebenen Kanal der Perigon-Griffelröhre in Verbindung und da auch die Perigonröhre am Schlunde nicht ganz geschlossen ist, setzt sich die Fruchtknotenhöhlung bis an die freie Luft fort.

Interessant ist die Anordnung und Gestaltung der Samenanlagen, die in der Art der Anheftung etc. ganz außerordentlich wechseln. Eine normale Samenanlage besitzt zwei Integumente, der Funiculus und die Raphe werden von einem aus zarten Zellen bestehenden Leitbündel durchzogen, welches sogar einen

Strang ringförmig verdickter Zellen, der nur aus einer oder zwei Reihen besteht, führt und kaum die Chalaza erreicht. Das äußere Integument ist erheblich dicker als das innere. Die häufigste Stellung, in der sich die Samenanlagen finden, ist die anatrope, sehr häufig auch die hemianatrope und zwar sowohl hängend als aufrecht. Einzelne Samenanlagen waren sogar orthotrop oder fast orthotrop (Fig. 406, 5), diese waren jedoch dann mehr oder weniger monströs, das äußere Integument war beträchtlich kürzer als das innere (Fig. 406, 8). In den meisten Samenanlagen fand Caspary keinen Embryosack. Auch die Anordnung der Samenanlagen ist oft sehr wechselnd und oft monströs, so beobachtete Caspary Fälle, in denen Samenanlagen sich noch sehr hoch in der Fruchtknotenröhre, in der Perigon-Griffelröhre, ja sogar noch dicht unterhalb der Perigonblätter fanden.

Nach den oben geschilderten Verhältnissen scheint es mir (wenigstens an der vorliegenden Form) wenig wahrscheinlich, daß die Bestäubung in der bisher angenommenen Weise vor sich geht, daß die männlichen Blüten sich aus der Spatha lösen und oben auf dem Wasser schwimmend sich öffnen, schon wegen der ganz dünnhäutigen, verklebten Perigonblätter. Die gleichfalls mit einer ganz dünnen Membran (ich konnte keine Zellschicht entdecken) versehenen verklebten Antheren zerfallen schon unter Wasser in die Pollenkörner, dazu kommt, daß Caspary schon die (noch jetzt zu konstatierende) Entleerung (er nennt das Innere „zerstört“) der Blüten an der Pflanze des Herbar Willdenow beobachtete. Die noch vorhandenen Teile der Hülle erscheinen becherförmig und zerschlitzt. Es dürfte danach wahrscheinlich sein, daß die Bestäubung nach dem *Ruppia*-Typus (vgl. S. 507) erfolgt, daß das dünne, blasenförmige Perigon bei der Reife des Pollens platzt durch die Abrundung der Tetradenzellen und daß der Pollen dann an die Wasseroberfläche emporsteigt. Dafür spricht auch die geringe Ausbildung der Narbenpapillen, die bei den Pflanzen mit Windbestäubung stets mehr oder weniger als Fangorgane ausgebildet sind. — Nach der Befruchtung, die bei uns natürlich nicht beobachtet sein kann, macht nach Hansgirg (**62**, S. 108) die junge Frucht eine karpotropische Bewegung, sie biegt sich nach Art des „*Fragaria*-Typus“ zurück, die Art wäre also hydrokarpisch.

Die Frucht ist nach Miquel[1]) zylindrisch, grün, oberwärts verschmälert, am Grunde warzig, oberwärts mit ästigen, spreizenden Stachelchen versehen, innen schleimhaltig und etwa 5samig. Auch Haßkarl und Blume nennen sie zylindrisch. — Die Keimung ist nicht beobachtet.

2. Gattung. **Helodea Rich.**

2. Helodea canadensis Rich., Wasserpest.

Die Wasserpest ist, wie bemerkt, der einheimischen, jedoch meist seltenen *Hydrilla* in der Tracht sehr ähnlich, aber durch die fast stets zu 3 (selten bis 5) in jedem Quirl stehenden Blätter zu unterscheiden, die am Rande fein gezähnt sind, mit Zähnen, die nur mit einer Zelle über den Blattrand hinausragen, weiter durch ganzrandige Achselschüppchen und 2 Vorblätter der Seitenzweige.

Die ganze Gattung *Helodea*, oft fälschlich *Elodea* geschrieben, ist ursprünglich in Amerika heimisch, mehrere Arten werden gern bei uns in Aquarien kultiviert und diese ihre Verwendung ist auch die Hauptursache für die Verschleppung und Einbürgerung unserer Art in Europa gewesen. Ursprünglich kannte man nur die zweigeschlechtliche Pflanze, die den Namen unserer Art bekam, erst später erhielt man auch die eingeschlechtliche, die man deshalb, trotz ihrer Ähnlichkeit für den Vertreter einer andern Gattung hielt, und die von Richard *Ana-*

[1]) Fl. Ind. Batav. III. 234. 1856.

charis genannt wurde, erst Torrey erkannte die Zusammengehörigkeit beider, die auch in Nordamerika nirgends zusammen vorzukommen scheinen; so ist bei New-York anscheinend nur die zweigeschlechtliche, bei St. Louis nur die zweihäusige beobachtet worden. Nach Asa Gray[1]) ist in Nordamerika die männliche Pflanze viel seltener, dies ist denn auch der Grund, weshalb bis vor einigen Jahrzehnten die auch jetzt noch in Mitteleuropa allein beobachtete weibliche Pflanze nach Europa eingeführt wurde (4, S. 401).

Die älteste sichere Nachricht über das Vorkommen der Wasserpest in Europa stammt aus dem Jahre 1842, wo sie bei Dunse Castle in Berwickshire in Schottland beobachtet wurde, wahrscheinlich war sie aber schon 1836 bei Warringstown in Irland. Gleichfalls 1842 trat sie bei Dublin und 1847 bei Market Harborough in Leicestershire und bei Chichester in Hampshire in England auf. In den nächsten Jahren breitete sie sich in den Wasserläufen auf den Britischen Inseln ungeheuer aus, besonders im mittleren England, wo sie die Schiffahrt, namentlich aber die Handhabung der Schleusen erheblich hinderte und auch durch ihre Massenansammlungen die Verminderung der Abflußgeschwindigkeit und das Aufstauen der Gewässer veranlaßte; so wurde der Wasserspiegel des Cam bei Cambridge durch sie um etwa $^1/_3$ m gehoben (4, S. 402). Aus den englischen Gewässern wurde die Wasserpest dann zunächst in die botanischen Gärten des Kontinentes und von ihnen aus in den Besitz von Aquariumliebhabern gebracht. 1860 wurde sie in den Gewässern Belgiens und Hollands konstatiert. Ihre Einwanderung in das Spree- und Havelgebiet und damit in die Elbe und Oder ist besonders gut bekannt. 1859 wurden durch den Lehrer Boß in Potsdam, und 1860 durch den Kantor Buchholz aus dem Berliner botanischen Garten stammende Exemplare vom ersteren in die Gräben bei Charlottenhof bei Potsdam, vom letzteren beim Alten Wasserfall bei Eberswalde ausgepflanzt. Von diesen Stellen aus verbreitete sich die Art über das mittlere Norddeutschland. In seiner Flora der Provinz Brandenburg kannte Ascherson nur diese beiden Fundorte, an denen sie gut gedieh, aber keine Neigung zu übergroßer Vermehrung zeigte; aber schon während der Drucklegung des genannten Werkes hatte sie heimlich ihre Ausbreitung begonnen, sie wurde am 15. August 1863 im Glindower See und in der Havel bei Werder durch Hegelmaier aufgefunden; nur wenig später beobachtete sie Bolle (5) am Tornow bei Potsdam und zwar dort schon in solcher Menge, daß sie die Ruderer bei der Fortbewegung der Boote hinderte. Seehaus (39) bemerkte 1866 die Wasserpest bereits in großer Menge in der Oder bei Stettin, sie hat also nicht 6 Jahre gebraucht, um sich vom Alten Wasserfall bei Eberswalde über das ganze untere Odergebiet als häufige Pflanze zu verbreiten.[2]) Zu gleicher Zeit wie in der Provinz Brandenburg trat *Helodea* auch in anderen Gegenden Deutschlands auf, so 1861 bei Leipzig, 1863 bei Trier und wenig später bei Halle (1867) und Stuttgart (1869). Im Donaugebiete Ober- und Nieder-Österreichs wurde sie 1880 und 1884 festgestellt. Im eigentlichen Alpengebiete ist sie meist noch nicht häufig, doch ist sie auch dort über das ganze Gebiet jetzt verbreitet, im Gardasee wurde sie zuerst 1892 gesehen, 1895 war sie viel dort; 1883 wurde sie bereits bei Graz[3])

[1]) Manual of botany, ed. 5 (1872) 495.

[2]) Graebner in Landeskunde d. Provinz Brandenburg I. S. 175.

[3]) Außer der genannten Literatur vgl. über die Einwanderung in Europa noch Marshall, W. The New Waterweed Anacharis Alsinastrum. London 1852. — E. Ihne in 18. Jahresber. Oberhess. Gesellsch. Natur- u. Heilk. S. 66. t. II. 1879. — F. Crépin in Bullet. de la Soc. Botan. Belg. I. 1862. S. 33. — C. Bolle in Zeitschrift allgem. Erdkunde Berlin XVIII. 1865. S. 188. — G. Beck von Managetta in Mitteil. d. Sektion f. Naturk. des Österreich. Touristen-Klub III. 1891. S. 65.



Fig. 407. *Helodea canadensis.*

1. Zweigstück der typischen Form. 2. var. repens (Sanio). 3. var. angustifolia (Muehlenb.). 4. var. latifolia (Casp.). 5. Blühender Trieb. 6. Wintersproß. 7. Winterknospe. 8—11. Austreibende Winterknospen, die unteren Blätter geschwärzt; 1 : 1. 12. Stengelquerschnitt; 65 : 1. 13. Querschnitt durch den Zentralstrang der Wurzel; 305 : 1. 14. Blattquerschnitt; 58 : 1. 15. Rindenbündelchen im Querschnitt, bei s Siebröhre mit zwei Geleitzellen; 240 : 1. 16. Scheide der weiblichen Blüte, geöffnet; 2 : 1. (1—11 Original, 12 und 16 nach Caspary, 13—15 nach Schenck.)

beobachtet. — So hat die Wasserpest in wenigen Jahrzehnten ihren Siegeszug durch den größten Teil von Europa vollendet.

In bezug auf den Standort erscheint *Helodea* abweichend von *Hydrilla* sehr wenig wählerisch, man findet sie ebenso in flachen wie in tieferen Gewässern, auch in reinem und stark verunreinigtem Wasser. Während man sie beispielsweise nicht selten in kaum einige Zentimeter tiefen schlammigen Altwässern der Flüsse oder an den Rändern der Landteiche in einer meist sehr dichtblättrigen Form kriechend antrifft, kann man sie noch unterhalb 3 m in großen Massen beobachten. Sie macht dort den einheimischen Wasserpflanzen ganz erheblich Konkurrenz, da sie durch ihre zahlreichen Stengel das ganze Wasser erfüllt und meist kaum etwas zwischen sich aufkommen läßt. Wegen der großen Massen, die sie erzeugt, wird sie oft in Wagenladungen aufgefischt und als Dünger auf die Äcker gefahren, seltener wohl als Viehfutter verwendet, so meist im eingedämpften, gebrühten Zustande. In frischem Zustand enthält die Pflanze nach Dietrich und König[1]) 88 % Wasser, in der Trockensubstanz 18.46 % stickstoffhaltige Stoffe, 2,29 % Rohfett, 42,83 % stickstoffreie Extraktstoffe, 16.76 % Rohfaser und 19,69 % Asche.

Auch zum Füllen der Aalreusen wird sie öfter gebraucht. Mehrfach ist von Gemeindeverwaltungen, Fischereigenossenschaften etc. behauptet worden, sie sei auch zum Verpacken der Fischbrut verwandt worden und durch den Bezug derselben in die Gewässer eingeschleppt worden. Bei den folgenden Prozessen wegen der pekuniären Schädigung (in Orten mit gewässerreicher Umgebung sanken die Fischpachten durch die Wasserpest oft auf einen Bruchteil des früheren Betrages) wurde von den Brutlieferanten fast stets der wenig glaubwürdige, aber nicht mehr zu kontrollierende Einwand gemacht, zur Versendung sei die ähnliche Grundnessel (*Hydrilla*) verwandt worden. Die Herabminderung der Pachtwerte geschah hauptsächlich dadurch, daß die Fische und ihre Brut in den dichten Beständen einen guten Schutz finden und für die Fischer schwer zu erreichen sind.

Stellenweise ist *Helodea* wieder im Rückgang begriffen, es sind eine Reihe von Nachrichten darüber vorhanden, von denen einige sogar vom fast völligen Verschwinden sprechen. Die Ursachen der Abnahme sind schwer zu ermitteln. Vielfach ist ihr ein großes Kalkbedürfnis zugeschrieben und von der größeren oder geringeren Kalkmenge ihre Vegetationsintensität hergeleitet worden. Die Kultur läßt ein solch intensives Bedürfnis nicht erkennen, ich habe jahrelang die Pflanze in Glasgefäßen kultiviert, zu denen nichts hinzugesetzt wurde als das sehr kalkarme Wasser der Charlottenburger Wasserwerke, als Ersatz des verdunsteten Wassers. In der Umgebung Berlins ließ sich in den letzten Jahrzehnten die Beobachtung machen, daß die Wasserpest stets an einigen Orten stark zurückging, dafür an anderen Orten massenhaft auftrat; mehrfach beobachteten wir auch, daß sie an ihren früheren Wohnplätzen wieder alles erfüllte. Über einige Fälle starken Rückganges schreibt Schröter (167): Im „kleinen See" bei Lindau wucherte sie in den Jahren 1881—82 derart, daß bei sinkendem Wasserstand die faulenden Pflanzen weithin die Luft verpesteten und bedeutende Summen auf ihre Ausrottung verwendet werden mußten; von 1885 an nahm sie von selbst ab und war 1887 fast verschwunden. Im Konstanzer Hafen begann sie 1885 so aufzutreten, daß Räumungsarbeiten nötig wurden; nach etwa 3 Jahren verschwand sie von selbst wieder. Auch im Zürichsee, wo die Wasserpest 1880 zum ersten Mal konstatiert wurde, wucherte sie i. J. 1881 enorm, nahm 1882 schon ab und wurde später ganz unschädlich.

Die Wurzeln der Pflanze entstehen an den aus Brutknospen erwachsenen

[1]) Dietrich, Th. und König, J. Zusammensetzung und Verdaulichkeit der Futtermittel. Berlin 1891. S. 98.

Pflanzen erst, wenn das Gebilde eine Länge von mehreren Zentimetern oder gar über 1 dm erreicht hat und zwar, auch an den älteren Pflanzen, stets aus den Stengelknoten, an einer Blattachsel, die eine entwickelte Knospe oder zumeist einen Seitentrieb enthält (vgl. Fig. 407, 6). Sie entspringen genau am Grunde des Seitentriebes seitlich, ohne das ihn tragende Blatt zu durchbrechen, unterhalb desselben aus der Rinde, gehören also nach Caspary (7, S. 460) der Hauptachse an. Die Wurzeln sind mitunter, wie die von *Hydrilla*, mehreren *Potamogeton*-Arten etc., etwas gebogen, aber bei weitem nicht so stark; sehr häufig sind sie fast ganz gerade, fadenförmig. Nach Caspary erreichen sie keinen dm an Länge, jedoch sah ich erheblich längere an stark wachsenden Exemplaren, namentlich wenn die Wurzeln erst eine längere Strecke durch das Wasser abwärts wuchsen ehe sie den Boden erreichten. Sie sind stets unverzweigt. — Die Rinde der Wurzeln besteht aus Parenchym, welches durch zahlreiche Luftgänge, die je von 4 bis 7 Zellen umgrenzt sind, durchzogen wird. Die Mitte der Wurzel wird durch ein Leitbündel eingenommen, welches seinerseits in der Mitte den auch bei den *Potamogetonaceae* beschriebenen mit Flüssigkeit gefüllten Gang besitzt, letzterer wird im Umfange von 10 bis 11 Zellen umgrenzt, und ist wahrscheinlich auch als Xylemgang, hervorgegangen durch die Resorption von Xylemteilen, anzusehen (Fig. 407, 13). Wurzelhaare sind bei *Helodea*, wenn auch nur spärlich, vorhanden, sie zeigen sich aber erst eine beträchtliche Strecke hinter der Wurzelhaube als feine fadenförmige Ausstülpungen der Oberhautzellen (7, S. 460).

Der Stengel ist zumeist verlängert, selten sind die Stengelglieder ganz stark verkürzt (var. *repens* A. u. G.), meist ist er mehrere dm bis zu etwa 3 m lang und flutet im Wasser. Ein Teil der Stengel, namentlich in großen Rasen der Pflanzen, kriecht aber auch wagerecht im Boden, entweder mit der Spitze sich später wiederaufrichtend und an der Stelle der letzten unterirdisch entsprungenen Wurzeln neue unterirdisch fortkriechende Sprosse erzeugend, oder auch lange unterirdisch bleibend und beblätterte Seitensprosse nach oben sendend. Meist ist der Stengel bis etwa 1 mm dick und hat (von ganz kurzen bis) meist 3 bis 7 mm, seltener bis zu 2 cm lange Stengelglieder. Die Verzweigung (Fig. 408, 1) geschieht nun lange nicht aus jedem Quirl, meist entspringt erst wieder aus dem siebenten (wechselnd vom 6. bis 9.) auf einen Seitenast folgenden Quirl ein neuer Seitenzweig; nur im Herbst und Winter, bei der Bildung der Winterknospen ist eine dichtere Verzweigung zu finden, häufig aus jedem zweiten Quirl, ja sogar aus aufeinanderfolgenden Quirlen. Anlagen sind in je einer Blattachsel jedes Quirles vorhanden. Am Grunde jedes Seitenzweigs befinden sich, abweichend von *Hydrilla*, 2 unterste Blätter (Vorblätter); beide stehen rechts und links, seitlich der Abstammungsachse, sie sind eiförmig, zugespitzt. Über diesen untersten Blättern treten dann fast stets noch 3 nur aus 2 Blättern (die stets mit den vorhergehenden abwechseln) gebildete Quirle auf, erst am 5. Stengelglied sind 3 Blätter vorhanden. Nur bei den Winterknospen findet dieses Verhältnis nicht statt, wenigstens bei der größten Mehrzahl der von mir beobachteten standen nur die untersten Blätter zu 2, alle übrigen bereits zu 3 (vgl. Fig. 407, 10 u. 11). Der Stengel ist bei der Mehrzahl der Formen leicht brüchig.

Der anatomische Bau ist etwa folgender (Fig. 407, 12): Eine Epidermis ließ sich nach Caspary nicht nachweisen, die äußerste Zellage ist weder durch Bau noch durch Inhalt von den darunterliegenden verschieden, auch sie führt Chlorophyll. In der Mitte ist ein Leitbündel wie bei *Hydrilla* vorhanden, Gefäße sind im ausgewachsenen Stengel gleichfalls nicht nachzuweisen, auch hier findet sich an ihrer Stelle ein zentraler, mit Flüssigkeit gefüllter Kanal. Im jungen Stengel jedoch fand Caspary auch die Anlagen für die Gefäße, die

in ähnlicher Weise wie bei *Hydrilla* resorbiert werden; nach ihm ist bei *Helodea* nur ein Gefäß und zwar ein zentrales vorhanden, von dem an den Knoten nach jedem Blatte ebenfalls nur ein einziges Gefäß abgeht, welches indessen nicht einmal den Rand des Stammes erreicht, sondern vor ihm aufhört und nicht ins Blatt eintritt (7, S. 439). Die Gefäße sind von Leitzellen umgeben, die nach den Blättern abgehenden nur mit 1 bis 2 Lagen. Die Verdickungen der Gefäße sind keine Spiralen, sondern meist nur Teile von Ringen. Beim Verschwinden des Gefäßes wird dieses zum Zentralkanal beträchtlich erweitert. Die Zellen des Leitbündels sind sehr dünn und lang, haben etwas schiefe Querwände, sie enthalten keine Stärke. Hin und wieder sind im Leitbündel noch 2 bis 3 andere, aber schmälere Kanäle vorhanden, die wohl gleichfalls aus Gefäßen entstanden sind. An den Stengelknoten werden die Zellen des Leitbündels sehr kurz. — Die das Leitbündel außen umgebenden Zellen zeigen entweder nichts abweichendes von den übrigen Rindenzellen oder sie schließen zu einer deutlichen, auch mit Caspary'schen Punkten versehenen Schutzscheide zusammen; an diesem Objekte entdeckte Caspary diese vielumstrittenen dunklen Punkte der Radialwände der Schutzscheiden in so vielen Pflanzen. — Das Rindenparenchym hat gleichfalls an den Stengelknoten sehr verkürzte Zellen. Die Luftgänge sind an Zahl geringer und kleiner als bei *Hydrilla*, in der Nähe des Leitbündels sind sie am zahlreichsten, stellen dort aber nur erweiterte Interzellularräume zwischen 4 bis 6 aneinander grenzenden Zellen dar (7, S. 449). In der Mitte der Rinde sind die Luftgänge viel größer (Fig. 407, 12), sie sind oft unregelmäßig verteilt, die Zahl der großen Gänge schwankt zwischen 3 und 12 in einem Querschnitt, in der Nähe der Knoten hören sie auf. Von *Hydrilla* unterscheidet sich *Helodea* also dadurch, daß *Hydrilla* 1 bis 2 Kreise großer Luftgänge und 1 bis 4 Lagen von Parenchym zwischen den äußeren derselben und der Außenwelt entwickelt, und keine Schutzscheide besitzt; der Stengel der europäischen *Helodea* hat nur einen Kreis von großen Luftgängen und 3 bis 5 Schichten als deren äußere Begrenzung (vgl. auch 34, t. VIII Fig. 44).

Die Überwinterung weicht in vielen Teilen von *Hydrilla* ab. Zunächst bleibt *Helodea* an den meisten Standorten wintergrün. Von den Laubtrieben zerfallen die meist bis zur Wasseroberfläche oder bis in deren Nähe emporwachsenden langgliedrigen Stengel im Herbst oder Spätherbst fast ganz, öfter sieht man schon im August große abgelöste Massen auf dem Wasser treiben. Zur selben Zeit sind aber am Grunde des Gewässers zahlreiche kurze Triebe bereits ausgebildet, die der Form *repens* (Fig. 407, 2) ähnlich sind und oft den ganzen Gewässergrund dicht bedecken. Sie entstehen entweder aus den unterirdischen Grundachsen oder auch aus den unteren Teilen der sommerlichen Langtriebe, die in diesem Falle z. T. erhalten bleiben, wie z. B. der Anfang März gesammelte auf Fig. 407, 6 abgebildete Trieb. Die Wintersprosse sind, wie bemerkt, meist kurzgliedrig und dichtblättrig, vorläufig ohne eigene Wurzeln, oft fast wurmförmig gestaltet. Eine Anzahl derselben wird beim Zerfallen der Pflanzen im Herbst mit den Ursprungstrieben abgelöst und treibt mit ihnen fort. Durch den weiteren Zerfall werden sie dann frei und sinken an der betreffenden Stelle unter, so eine sehr ausgiebige Form der Vermehrung gewährleistend. Sie scheinen, neben den gleich zu erwähnenden Winterknospen, die Hauptursache der so ungeheuer starken Verbreitung über ganze Flußsysteme zu sein. Überall wo die treibenden abgelösten Massen der *Helodea* ein Hindernis finden oder auch nur vom stauenden Wasser gesperrt und gedreht werden, lösen sich einige los und sinken zu Boden, im nächsten Jahre eine neue Kolonie gründend. — Früher glaubte man, *Helodea* bilde keine Winterknospen, sie sind zuerst von Ascherson und mir (4, S. 403) beschrieben. Wenn sie auch nicht eine so auffällige Form annehmen wie die von *Hydrilla*, sind sie doch oft typisch in großer Menge ausgebildet; oft sieht man sie an jedem zweiten

oder gar an jedem Blattquirl einzeln entstehen. Sie sind etwa 4 bis 5 mm lang und 1,5 bis 2 mm dick (vgl. Fig. 407, 7). Beim Zerfallen der Pflanze im Herbst lösen sie sich los und sinken gleichfalls nieder, oder sie bleiben an den wintergrün bleibenden Teilen der Langtriebe sitzen und lösen sich erst im Frühjahr oder Spätwinter, wenn die Blätter der überwinterten Triebe allmählich sich zersetzen, ab. In vielen Fällen, wenn nicht in den meisten, bilden sich diese ablösenden Winterknospen anscheinend erst während des Winters aus. In den letzten Jahren habe ich die Winterknospen im Herbst nur in geringer Menge finden können, manchmal waren an dichten Beständen nur kleine Knospen vorhanden, die wohl Anlagen dazu darstellen konnten, im Februar und März dagegen (im letzteren Monat meist schon auswachsend) des letzten und dieses Jahres sah ich sie stets sehr zahlreich. Beim Loslösen schwimmen sie oft oben oder sie senken sich langsam in den Schlamm. Für die Ökologie der Pflanze sind sie deshalb von hervorragender Bedeutung, weil sie so außerordentlich leicht und gut an größeren Gegenständen anhaften. Wenn man im Spätwinter in den Grundschlamm der *Helodea*-Bestände greift oder mit der Hand durch das aufgerührte Wasser eines Behälters mit überwinterter *Helodea* fährt, so bleiben die kleinen Knospen (oft in größerer Zahl) an den Händen sitzen und lassen sich nur schwer abstreifen. Auffällig ist es, wie leicht sie haften bleiben, wenn man nur wenige von ihnen im Wasser hat und darnach fischt. Durch sie wird die Pflanze augenscheinlich in abgelegene Gewässer etc. durch die Wasservögel verschleppt. Die Blätter der Winterknospen sind breiter, rundlicher und stumpfer als die gleich zu beschreibenden normalen (vgl. Fig. 407, 10); zu Beginn des Frühjahrs oder gegen Ende des Winters schwärzen sie sich, so daß die Knospen im Schlamme kaum sichtbar sind (vielleicht eine Schutzfärbung). In warmes Wasser gebracht, strecken sich die Stengelglieder zwischen den Knospenblättern meist sehr bald, die beiden untersten (zu 2 stehenden) Blätter fallen meist bald ab, und oben zwischen den schwärzlichen Blättern wächst der grüne Trieb hervor. Da die Knospe und auch der junge daraus erwachsende Trieb keine Wurzeln besitzt, biegt sich der Sproß durch das Aufstreben der Spitze sehr häufig fast halbkreisförmig, wenigstens wenn die Knospe nicht vom Schlamme bedeckt war. Wurzeln entstehen oft recht spät, wenn die Knospe schon zu einer ziemlich kräftigen Pflanze herangewachsen ist.

Die Blätter von *Helodea* stehen, wie bemerkt, fast stets zu 3, selten zu 2 bis 5 in einem Quirl, sie sind meist 5 bis 7, seltener bis 10 mm lang und 2 bis 3 mm breit, länglich eiförmig bis linealisch-lanzettlich, meist ziemlich plötzlich abgerundet, stachelspitzig, spitz oder spitzlich. Am Rande sind sie, wie als einer der besten Unterschiede von *Hydrilla* hervorgehoben wurde, kleingesägt, die Sägezähne, die denen von *Hydrilla* sonst ziemlich ähnlich gestaltet sind, bestehen nur aus einer über den Rand hervorragenden spitzen Zelle (Fig. 408, 3), die etwas nach vorwärts gerichtet und später braun ist.

Nach der Gestalt der Blätter, die sicher vielfach vom Wasserstande abhängt, werden einige Abänderungen unterschieden, die den betreffenden Pflanzen oft eine sehr verschiedene Tracht verleihen. Die var. *angustifolia* (Mühlenb.), die sehr schmale, meist nicht 2 mm breite, schlanke Blätter besitzt, wurde abweichend von den schmalblättrigen Formen der *Hydrilla* in seichtem Wasser, nicht in tiefem wie diese, gefunden. — Die entgegengesetzte Form ist var. *latifolia* (Casp., Sanio) mit breiten, eiförmigen bis fast eiförmigen, abgerundet-stumpfen bis stumpflichen Blättern, die gleichfalls im seichten Wasser wächst. Die Blätter dieser Form sind denen der Winterknospen ähnlich. Gerät diese Form in sehr seichtes Wasser, etwa zwischen Rohrbestände am Ufer der Gewässer oder in ganz flache, zuletzt nur noch schlammige Altwässer, so liegen die Stengel mit alsdann stark verkürzten Stengelgliedern am Boden nieder und bilden die var. *repens*

(Sanio) (Fig. 407, 2). Die Blätter sind dann noch kürzer, oft rundlich-eiförmig.

Die Scheitelregion von *Helodea* mit den jungen Blättern gehört mit zu den beliebtesten mikroskopischen Objekten und Casparys Abbildungen derselben sind in zahlreichen Lehrbüchern, Wandtafeln etc. wiederholt worden und dürften allgemein bekannt sein.

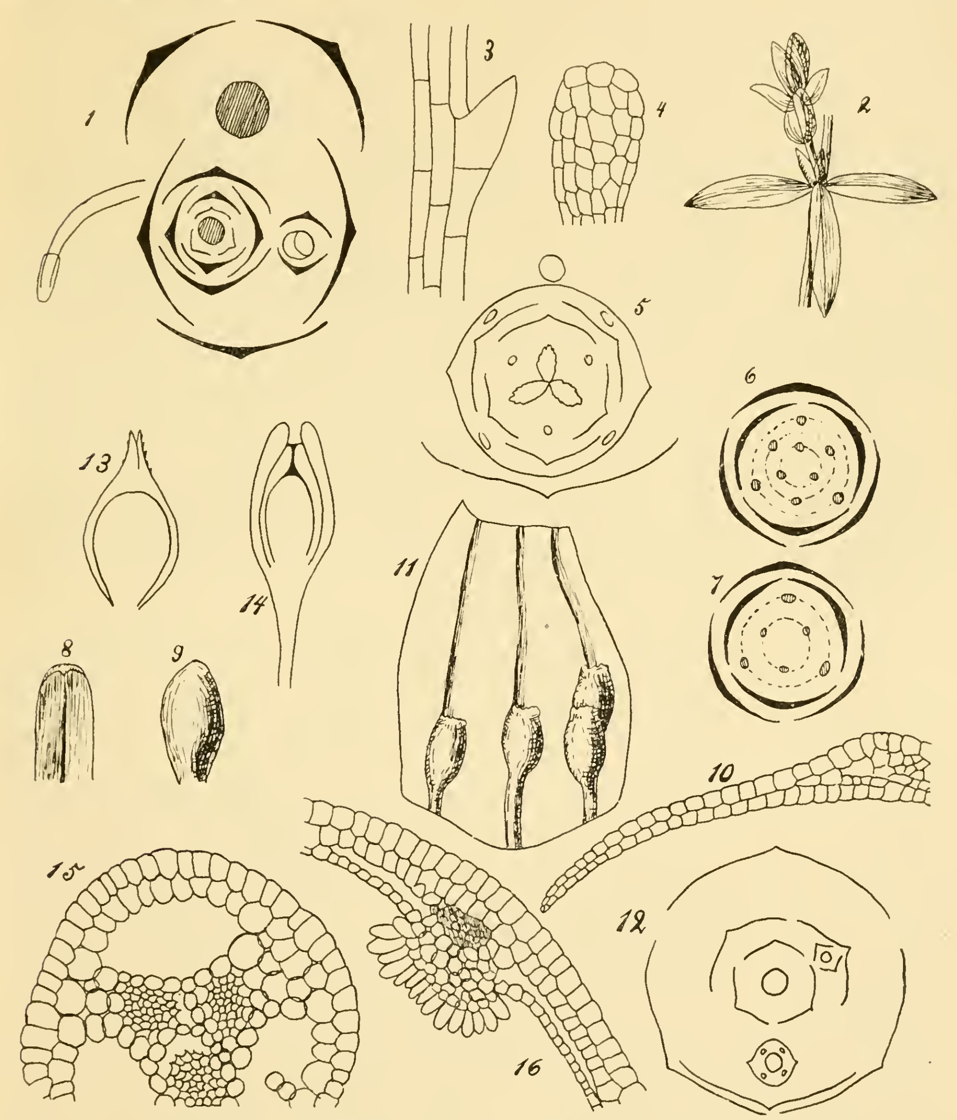


Fig. 408. *Helodea canadensis.*

1. Diagramm der Verzweigung, Hauptachse mit zwei Seitenachsen. 2. Seitlicher Sproß, am Grunde mit zwei Blättern; 7 : 4. 3. Zahn des Blattrandes; 450 : 1. 4. Achselschüppchen; 145 : 1. 5. Diagramm der weiblichen Blüte. 6, 7. Diagramme der männlichen Blüten. 8. Äußeres, 9. inneres Perigonblatt; 5 : 1. 10. Querschnitt eines äußeren Perigonblattes; 166 : 1. 11. Geöffneter Fruchtknoten; 20 : 1. 12. Diagramm der Blattquirle bei einer Blüte. 13. Spatha der männlichen Blüte. 14. Samenanlage im Längsschnitt. 15. Querschnitt durch die Mitte der halsartigen Verlängerung des Fruchtknotens, die drei leistenartigen Vorsprünge der Samenträger innen zusammenstoßend; 166 : 1. 16. Teil eines Querschnittes der Fruchtknotenwand mit dem papillösen Samenträger und einem Gefäßbündel; 166 : 1. (Nach Caspary.)

Die Anatomie des Blattes ist der von *Hydrilla* ziemlich ähnlich; es besteht aus 2 Lagen von Zellen und einem aus Leitzellen gebildeten Mittelnerven. in der Nähe desselben, wo das Blatt 3—4 Zellschichten stark wird, befinden sich auch einige Luftgänge, die schon Caspary bemerkte. Schenck weist abweichend von Caspary nach (34, S. 17, Taf. III, Fig. 13), daß das zarte, zweischichtige Blatt Bastfasern enthält, welche in Form einer kleinen Gruppe das Leitbündel des Blattes an der Unterseite begleiten. Außerdem sind die unmittelbar unter den genannten mechanischen liegenden, sowie mehrere in der Nähe der Blattränder (gleichfalls unterseits) nebeneinander liegende Epidermiszellen lang gestreckt und verdickt, also bastfaserartig differenziert (Fig. 407, 14). Die Randfasern dürften das zarte Blatt wirksam gegen ein Einreißen schützen. — Die Randzellen des Blattes und auch die in der Nähe der Mittelrippe enthalten sehr wenig Chlorophyll, der Rand erscheint daher an getrockneten Exemplaren weißlich-durchscheinend.

In jeder Blattachsel sitzen 2 Achselschüppchen (Squamulae intravaginales, vgl. S. 417), sie sind rundlich oder eiförmig (Fig. 408, 4) und sehr klein, ohne Chlorophyll. Sie bestehen aus 2 Lagen von weißlichen Zellen; Leitzellen sind nicht ausgebildet. Abweichend von *Hydrilla* sind die Schüppchen ganzrandig. Nach Caspary (7, S. 461) entstehen sie viel später als das betreffende Blatt. Die obersten 14—15 Quirle der jungen Blätter haben keine Spur von Schüppchen, erst später zeigen sie sich; endlich werden sie braun und in den Achseln älterer Blätter sind sie bereits verschwunden, kaum 1 dm unterhalb der Stammspitze sind sie noch zu finden. Schleimbildung wie bei *Potamogetonaceae* etc. (38, S. 335).

Die Blüten sind zweihäusig oder zweigeschlechtlich, sie treten bei uns erst Ende Juni oder im Juli aus einer zweilappigen, bei den männlichen und weiblichen Blüten gleichgestalteten Spatha hervor (Fig. 407, 5 u. 16), die eiförmig oder meist zylindrisch ist.

Die Spatha ist oberwärts etwas erweitert, farblos und durchscheinend, sie sitzt unmittelbar in der Achsel eines Blattes. Sie ist etwas zusammengedrückt und an den Seiten stumpf zweikielig, oben hat sie zwei gegenüberstehende, spitze, lang dreieckige Zähne. Jedem Zahn, dessen Spitze wie die der Laubblätter etwas gesägt ist, entspricht ein stumpfer Kiel und ein Nerv (6, S. 314). Caspary deutet danach die Entstehung der Spatha aus den 2 seitlich stehenden, in diesem Falle verbunden aufgewachsenen und umgestalteten Blättern, mit denen jeder Seitenzweig beginnt. Diese Deutung wird noch dadurch gestützt, daß auf der inneren Seite jeder seitlichen Hälfte der Spatha, wie beim Laubblatte 2 Achselschüppchen sind. Das Blatt, in dessen Achsel die Spatha und damit die Blüte steht, ist merkwürdigerweise meist nicht in gleicher Höhe mit den beiden übrigen des betreffenden Blattquirles inseriert, sondern steht etwas tiefer und zwar bis zu dem nächstunteren Quirl (Fig. 407, 5), so daß dieser 4zählig, der nächstobere nur 2zählig erscheint. In der Achsel eines Blattes dieses zweizähligen Quirles, seltener in beiden, erscheint eine Laubknospe, in den darüber und darunter stehenden Quirlen fehlen meist die Laubknospen ganz. Das Herabrücken des Tragblattes der Blüte ist der bei weitem häufigste Fall; Caspary fand es unter 36 Fällen 32mal, bei den übrigen fanden sich auch mitunter noch Störungen.

Anatomisch besteht die Spatha, wie die Laubblätter, im größeren Teile aus 2 Lagen von Parenchym, die eine farblose Flüssigkeit enthalten, und am Mittelnerven liegen 3 Parenchymzellen, auch die einzelligen Zähne der Spitze sind denen der Laubblätter ähnlich gebaut.

Der unterständige Fruchtknoten ist länglich und geht oberwärts in einen langen, fadenförmigen Halsteil über; er ist einfächerig, mit 3 Samenträgern, deren jeder 1—2 Samenanlagen besitzt. Die Samenanlagen sind orthotrop und haben

2 Integumente (Fig. 408, 11 u. 14). — Die Wand des Fruchtknotens besteht aus 3—4 Lagen von Parenchym, deren beide äußere dicht aufeinander liegen, deren innere aber durch flache, breite Luftgänge davon getrennt ist (Fig. 408, 16): die Luftschichten sind namentlich in der Nähe der Samenträger groß. Dort ist auch das Gewebe dicker. Die Samenträger werden von einem Leitbündel durchzogen, welches aus Leitzellen und einem oder wenigen Ringgefäßen besteht, die jedoch nur am Grunde des Fruchtknotens deutlich sind (6, S. 315). Nach innen zu sind die Samenträger papillös, und die Höhlung des Fruchtknotens ist mit einer gelatinösen Flüssigkeit ausgefüllt. In dem oberen, stark verlängerten Halsteil, der früher oft als Perigonröhre angesprochen wurde, aber da er keine Griffel enthält, keine solche darstellen kann, laufen die Fortsetzungen der Samenträger als starke Vorsprünge entlang, die sich eng aneinander legen und keinen Kanal zwischen sich lassen (Fig. 408, 15). Zwischen den 3 Vorsprüngen, in denen je ein Leitbündel verläuft, ziehen sich große Luftgänge hin, einige kleine in den Vorsprüngen selbst. An der Spitze des Halsteiles erst gliedern sich die Perigonblätter, Staminodien und Narben ab.

Die Perigonblätter (Fig. 408, 8 u. 9; Fig. 409) sind ziemlich klein, im entfalteten Zustande geben sie der Blüte einen Durchmesser von etwa 3—4 mm. Die äußeren 3 sind länglich-linealisch, sie stehen schief aufrecht und sind schmutzig-karminrot gefärbt, oben endigen sie in eine stumpfe, eingebogene, kapuzenartige Spitze; sie decken sich mit den Rändern. Die drei inneren Perigonblätter sind fast ebenso lang, länglich elliptisch bis länglich eiförmig, oben abgerundet, etwas spitzer als die äußeren und oberwärts zurückgekrümmt. Ihre Farbe ist weißlich.

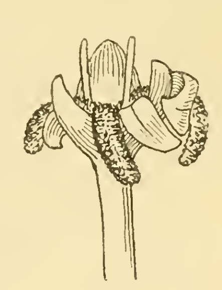


Fig. 409.
Helodea canadensis.
Weibliche Blüte mit den zurückgeschlagenen Narben und mit zwei sichtbaren Staminodien. 6 : 1.
(Orig. Kirchner.)

Die äußeren Perigonblätter bestehen im größeren Teile aus 2 Zellagen und sind nur in der Mitte 3—4 Zellen dick, wo sie von Luftgängen und einem einzigen Nerven durchzogen werden, der ein Gefäßbündel aus Leitzellen und einem Ringgefäße (letzteres mit sehr wenig entwickelten Verdickungsleisten) darstellt. Die Zellen in der Nähe der Mitte des Blattes sind mit tief-karminrotem, die in der Nähe des Randes mit hellerem bis fast farblosem Zellsaft gefüllt. Die Protoplasmarotation ist sehr verschiedenartig, in benachbarten Zellen bald homodrom, bald antidrom (6, S. 315). Im oberen Teile tragen die äußeren Perigonblätter auf beiden Seiten Spaltöffnungen. Die kapuzenförmige Spitze ist etwas gezähnt dadurch, daß einzelne Zellen stumpflich oder spitzig über den Rand hervorragen. Die inneren Perigonblätter sind im mittleren dickeren Teile nur 3 Zellagen stark, farblos und ohne Spaltöffnungen, sonst den äußeren ähnlich gebaut. (6, S. 315.)

Mit den inneren Perigonblättern wechselnd stehen drei weißliche, fast zylindrische Fäden, die zweifellos als Staminodien angesprochen werden müssen; sie sind nicht viel über halb so lang als die Perigonblätter und bestehen aus einem, dem der inneren Perigonblätter ähnlichen Parenchym, welches in der Dicke von 5—6 und in der Breite von meist 8 Zellen die Körper bildet, die außerdem von einem Leitbündel durchzogen sind, bei dem Caspary indes kein Leitgefäß mehr auffinden konnte. Merkwürdigerweise sind die Zellen an der Spitze der Staminodien deutlich papillös.

Gleichfalls mit den Staminodien alternierend sind 3 länglich-linealische, flache Narben, die stets an der Spitze abgerundet, niemals ausgerandet oder geteilt sind; in einzelnen Blüten sah Caspary 1 oder 2 Narben fehlen. Zur Blütezeit

sind sie über die gleichfalls zurückgekrümmten inneren Perigonblätter auswärts zurückgekrümmt (Fig. 409). Sie bestehen gleichfalls aus Parenchym, welches am Rande zu langen, haarartigen Papillen ausgezogen ist, die mit karminrotem Saft gefüllt sind. An älteren Blüten fand Caspary die Papillen oft mit halbkugeligen Bläschen von bräunlicher Farbe bedeckt. Die Narben stehen so, daß eine nach hinten, zwei rechts und links nach vorn stehen; ihnen entsprechen im Fruchtknoten die Samenträger so, daß (die Narben den Rücken der Fruchtblätter entsprechend) 2 Samenleisten nach hinten rechts und links stehen und eine nach vorn fällt. Die weibliche Blüte von *Helodea* macht demnach nach Caspary (8. S. 297, Fußnote) eine merkwürdige Ausnahme von der Regel der Folgeverhältnisse der Blattkreise der Monokotyledonenblüte.

Außer der ausführlich beschriebenen, in Mitteleuropa bisher allein beobachteten weiblichen Blüte entwickelt *Helodea*, wie bemerkt, noch männliche und zweigeschlechtige Blüten. Männliche Pflanzen kommen in Amerika öfter in Gesellschaft der weiblichen vor. Die männliche Blüte (Fig. 408. 6, 7 u. 13) steht (sitzend) in einer meist eiförmig-elliptischen Spatha, die an der Spitze wie die der weiblichen Blüte in zwei spitze. gezähnte Lappen endigt (Fig. 408, 13). Zur Zeit der Anthese löst sich die Blüte los und schwimmt dann auf der Wasseroberfläche, wo sie sich öffnet.[1]) Ihre äußeren Perigonblätter sind eiförmig, die inneren etwas schmäler, also im wesentlichen denen der weiblichen Blüte ähnlich. Staubblätter sind 9 vorhanden, in 3 alternierenden Kreisen angeordnet, deren äußerer wieder mit den inneren Perigonblättern alterniert. Die Staubfäden sind sehr kurz oder mäßig lang. die Staubbeutel länglich. Narbenrudimente wurden wohl innerhalb der Gattung, nicht aber bei der rein männlichen Blüte unserer Art beobachtet. — An männlichen Blüten, die Caspary aufweichte. konnte er die Perigonblätter nicht voneinander lösen (7, S. 466). Der Pollen ist fein stachelig.

Die dritte Form der Blüten, die aber nur in Amerika und nicht in Gesellschaft der zweihäusigen Pflanze beobachtet wurde, ist die mit beiden Geschlechtern, sie sind in der Gestalt den weiblichen ähnlich. Caspary fand in diesen zweigeschlechtigen Blüten 3—6 (oder mehr) fruchtbare Staubblätter und meist keine, aber auch 3 Staminodien (dann nur 3 fruchtbare Staubblätter). Staubfäden fadenförmig, Staubbeutel länglich, etwa ebenso lang als die Staubfäden, beide zusammen etwa so lang als die Perigonblätter. Die Staubbeutel nach dem Verstäuben perigonblattartig spreizend. Die Narben sind abweichend von denen der weiblichen Blüte, um die Hälfte oder noch erheblich mehr länger als die Perigonblätter und an der Spitze zweilappig bis schwach zweiteilig.

Hansgirg erwähnt (62. S. 108) ohne Quellenangabe, daß der Fruchtknoten nach der Blüte gamo- und karpotropische Bewegungen ausführe, indem er sich nach Art des „*Fragaria*-Typus“ zurückkrümme. Es erscheint dies wenig wahrscheinlich.

3. Gattung. **Vallisneria L.**

3. Vallisneria spiralis L.

Über die Merkmale der *Vallisnerieae* und ihre Unterschiede von den vorigen Tribus vgl. S. 667. Die *Vallisnerieae* scheinen nur noch als Reste einer früher größeren Verbreitung auf der Erde vorhanden, jetzt gibt es nur noch 2 Gattungen von denen die außereuropäische im tropischen Asien, Madagaskar und Kapland verbreitet ist; auch die andere, nur eine Art enthaltende Untergattung von *Vallisneria* bewohnt das tropische Asien und die afrikanische Insel Socotra. — In

[1]) Pammel, Pollination of flowers. Des Moines, 1892, S. 13.

Europa ist nur die Untergattung *Physcium* (Lour.) Aschers. und Gürke vorhanden, die eine Ausläufer treibende Grundachse besitzt, deren lange schmal-linealische Laubblätter rosettenartig zusammengedrängt sind. Die männlichen Spathen sind kurz gestielt, die weiblichen stehen auf langen, dünnen, spiralig gewundenen, nach der Befruchtung enger zusammengezogenen Stielen, durch welche sie die Oberfläche des Wassers erreichen. Die männlichen Blüten haben 3 etwas ungleiche Kelch- und 3 schuppenförmige, sehr kleine, ungeteilte Kronblätter. Die weibliche Blüte hat keinen Halsteil, ein sitzendes Perigon und zweiteilige, sehr kleine, innere Perigonblätter. Die einzige hierher gehörige Art *Vallisneria spiralis* lebt auf dem Grunde nicht zu flacher Gewässer, meist in einigen dm Tiefe bis weit über 1 m, mitunter sogar in mehreren m Tiefe und bildet dort dichte, seegrasähnliche Bestände. Sie liebt wärmeres Wasser, findet sich sogar im Thermalwasser bis zu einer Temperatur von 42 ° C. und ist damit wohl eine der am meisten Wasserwärme vertragenden Blütenpflanzen, die fast nur noch durch Algen und zwar vorwiegend blaugrüne Algen in dieser Eigenschaft übertroffen wird. Im südlichsten Teile des Gebietes erreicht diese interessante Pflanze ihre Polargrenze und zwar ist sie bei uns nur noch im Luganer-, Langen-[1]) und Garda-See vorhanden, dort namentlich zwischen Riva und Torbole in großer Menge. In flachem Wasser bleibt die Pflanze klein (var. *pusilla* Barbieri), besitzt dann höchstens bis 2 dm lange Blätter und wenige vielfach gewundene Blütenstiele.

Die Grundachse ist kurz, meist bis etwa 2 cm lang und ca. 3 mm dick, sie treibt aus den Blattachseln Ausläufer, die meist etwa 5 cm lang sind, mitunter sich aber noch mehr verlängern (Fig. 410, 1). Diese beginnen mit einem verlängerten Stengelgliede, welches an der Spitze zwei sich fast rechtwinklig kreuzende Paare von Niederblättern trägt, über denen dann die normalen Laubblätter entstehen (Fig. 410, 3 u. 4).

Anatomisch steht die Grundachse nach Schenck (36, S. 46) hinsichtlich der Differenzierung ihrer Leitbündel etwa auf derselben Stufe wie *Najas* (vgl. S. 547), unterscheidet sich aber entsprechend dem verschiedenen morphologischen Aufbau von dieser dadurch, daß die einzelnen Leitbündel nicht miteinander verschmelzen. Die gestreckten Stengelglieder der Ausläufer werden von einem größeren und 3 kleineren Leitbündeln durchzogen, die bis zum Ende desselben fast kreisförmig angeordnet verlaufen. Am Grunde der am Ende des Ausläufers beginnenden verdickten Grundachse gehen die drei kleineren Leitbündel in das erste Blatt der Grundachse[2]). Das größere Bündel teilt sich in zahlreiche kleinere Bündel, die nacheinander in die folgenden Blätter gehen. Die Leitbündel selbst sind kollateral gebaut; innen besitzen sie in der Jugend Anlagen zu Gefäßen, die aber ähnlich wie bei früher beschriebenen Wasserpflanzen zu einem wasserführenden Xylemgange resorbiert werden. Nach Schenck bleiben die Gefäße ganz unverdickt. Der Gang wird von einem Kranze ziemlich weitlumiger zartwandiger Holzparenchymzellen umgeben, an welche sich halbmondförmig nach außen, ohne scharfe Abgrenzung die zartwandige Phloëmzone anschließt. Letztere enthält deutliche Siebröhren. Außen geht das Phloëm in eine Zone langgestreckter, etwas verdickter Zellen über, die Schenck nach ihrer Form und Lage wohl mit Recht als reduzierte Bastzellen anspricht (Fig. 411, 3). Hin und wieder verlaufen im Leitbündel tanninführende Schläuche.

---

[1]) Vergl. Schröter und Wilczek, Notice sur la flore littorale de Locarno. Boll. della Società ticinese di scienze naturali. Locarno 1904.

[2]) Falkenberg, Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Monokotylen. Stuttgart 1876. S. 28.



Fig. 410. *Vallisneria spiralis.*

1. Weibliche Pflanze mit spiralig zusammengezogenem Blütenstandsstiel nach dem Verblühen, rechts ein Ausläufer in drei Teile zerlegt; 1 : 1. 2. Männliche Pflanze mit vier männlichen Blütenständen; 1 : 1. 3. Endknospe eines Ausläufers; 4 : 1. 4. Derselbe nach der Entfernung des untersten Blattes, in der Achsel die Anlage zu einem Blütenstand; 4 : 1. 5. Fruchtknoten im Querschnitt; 15 : 1. 6. Same; 16 : 1. (1, 2. Original, 3—6 nach Zeichnungen in Kerners Mscr.)

Wurzeln sind an der entwickelten Pflanze nur in Gestalt von Seitenwurzeln vorhanden, die aus den Stengelorganen und zwar aus den verdickten Grundachsenteilen bezw. deren Anlagen entspringen. Nach Schenck (36, S. 62) sind sie neben denen der *Lemnaceae* unter den monokotylen Wasserpflanzen am einfachsten gebaut. Der Zentralstrang der Wurzel ist von einer etwa 9 Zellen weiten Schutzscheide umschlossen, der nach innen ein einfacher Ring zartwandiger lang-

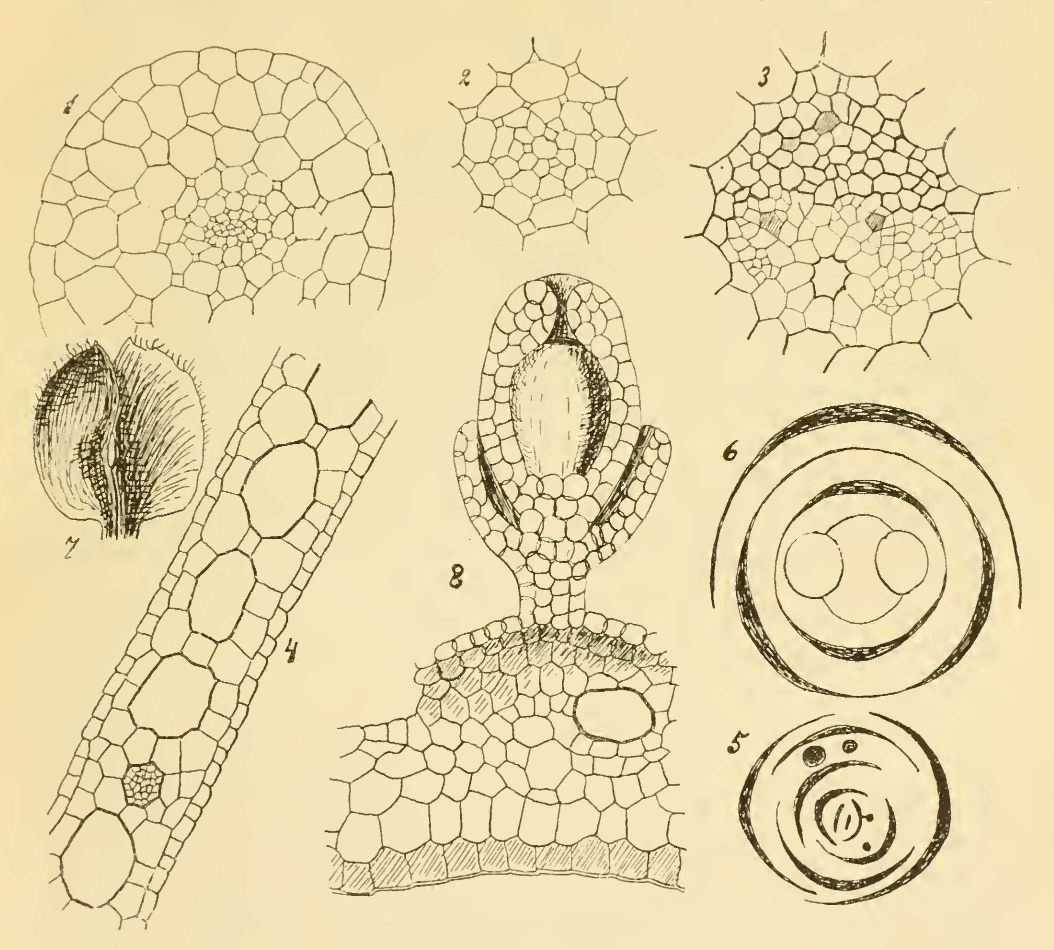


Fig. 411. *Vallisneria spiralis.*

1. Wurzelquerschnitt; 240 : 1. 2. Zentralstrang derselben Wurzel, in der Mitte der Kanal; 470 : 1. 3. Gefäßbündel aus der Grundachse im Querschnitt; 470 : 1. 4. Blattquerschnitt; 65 : 1. 5. Blattstellung und Stellung der Seitenachsen. 6. Diagramm der männlichen Blüte. 7. Narbe, vergr. 8. Teil der Fruchtknotenwand mit einer orthotropen Samenanlage, diese mit zwei Integumenten, von denen das äußere viel kürzer ist. (1—4 nach Schenck, 5—8 nach Zeichnungen in Kerners Mscr.)

gestreckter Elemente folgt, welche einen axilen Gang umgeben (Fig. 411. 1 u. 2). Letzterer entspricht dem der bereits besprochenen Arten. Von den den Gang umgebenden (auf der bei Schenck abgebildeten Wurzel 9) Zellen sind 3, die durch 2 ungeteilte getrennt werden, je durch eine tangentiale Wand in eine innere kleinere und eine äußere größere Zelle geteilt. Schenck zieht zum Verständnis dieser Bildung den Strang von *Zannichellia* in Vergleich und erblickt in jeder der 3 geteilten Zellen eine Siebröhre mit je einer Geleitzelle. Sieb-

platten auf dem Längsschnitt nachzuweisen gelang ihm nicht. Die zwischen den fraglichen Siebröhren gelegenen Zellen, wie bemerkt je 2, würden sich als letzter Rest des Pericambiums darstellen und der ganze Wurzelstrang würde triarch gebaut sein. Alle übrigen Elemente bis auf das axile Gefäß waren geschwunden. — Umgeben ist der Zentralstrang von einer Rinde, die aus etwa 4 Schichten nach außen allmählich größer werdender Zellen besteht. Bereits zwischen der Schutzscheide und der innersten Zellage der Rinde befinden sich deutliche Interzellularräume, die gleichfalls zwischen den äußeren Lagen viel größer werden. Der äußersten Rindenzellage liegt unmittelbar, ohne Interzellularräume zu lassen, die Epidermis auf, die aus etwas kleineren Zellen besteht als die ihr anliegende Schicht (vgl. auch 29, S. 54, t. 4, Fig. 39). Bei der so geringen mechanischen Festigkeit geschieht die ziemlich feste Verankerung der Pflanze im Boden durch die große Zahl der Wurzeln, bei denen sich hin und wieder Verzweigungen bemerken lassen.

Die Blätter stehen an der Grundachse, meist zu 5 bis 20 rosettenartig gedrängt. Die untersten sind, wie gesagt, zwei sich fast rechtwinklig kreuzende Paare von Niederblättern, die übrigen sind lang linealisch, bandartig bis 8 dm lang und meist 5 bis 12 mm breit. Sie werden von meist 3 bis 5 Nerven durchzogen, sind am Rande, besonders an der Spitze, sehr fein gesägt und meist in ihrer ganzen Länge mehrmals um ihre Achse gedreht. Bei oberflächlicher Betrachtung erscheinen die langen fast zweizeilig gestellt, in Wirklichkeit stellen sie eine sehr komplizierte und oft durch Verschiebungen veränderte Spirale dar, wie die Untersuchungen Müllers (29) und Kerners Zeichnungen (in seinem Nachlaß, vgl. Fig. 411, 5) zeigen. Rohrbach (33) erklärt die Blattstellung etwa wie folgt: Auf die beiden Paare von Niederblättern folgen gewöhnlich mehrere Paare, seltener nur eines, deren Medianebene mit der des letzten Niederblattes zusammenfällt, die sich also ohne Prosenthese nach $^1/_2$ Divergenz aneinanderschließen, dann aber folgt plötzlich ein Blatt dem vorhergehenden mit dem Übergangsschritt $\frac{1-{}^1/_2}{2}$, so daß nun die Medianebene der folgenden Paare mit der der vorhergehenden einen Winkel von 90° macht. Mehrere Paare folgen dann in der neuen Stellung, bis nach einer unbestimmten Anzahl von Blättern wiederum ein Umsetzen in die alte erfolgt. Müller hält diese Auffassung Rohrbachs für etwas kompliziert und gezwungen, er fand durch genaue Messungen in der Scheitelregion, die er auch abbildet, daß der Übergangsschritt von einem Blatte zum folgenden als Teil des Kreises nahezu konstant ist und die Mediane des 8. Blattes beinahe über die des ersten zu stehen kommt. Die 4 Niederblätter, mit welchen bei der Blattbildung am vegetativen Sproß begonnen wird und welche die Knospen umhüllen, setzen die Spirale der Laubblätter regelmäßig fort. Er erklärt die Blattstellung von *Vallisneria* für eine solche mit der Divergenz 3/7 (27, S. 44). An ausgewachsenen Sprossen ist sie jedenfalls durch Verschiebungen, falls die Divergenz genau gemessen ist, etwas verändert, wie Kerners Aufzeichnungen und die Betrachtung am lebenden Material zeigen.

Anatomisch sind die Blätter streng isolateral gebaut, ihre Ober- und Unterseiten sind völlig gleich gestaltet (Fig. 411, 4). Die Mitte des bandartigen Blattes wird von einem größeren Nerven durchzogen. Jederseits verlaufen je 1 oder meist je 2 seitliche kleinere, deren äußere meist dem Rande genähert sind. Durch eine größere Zahl von Queradern (Anastomosen) sind die Längsnerven miteinander verbunden. Die die Nerven bildenden Bündel bestehen aus langgestreckten, zarten Elementen, sie enthalten indeß keine Gefäße. Entwicklungsgeschichtlich sind die Bündel auf eine Längsreihe von einzelnen Zellen zurückzuführen (29, S. 41). An Stelle der Gefäße ist auch hier wieder ein Gang vorhanden, der durch Resorption von Zellreihen entstanden ist. Der Phloëmteil liegt nach

unten und ist deutlich differenziert. Die Blattfläche zwischen den Nerven läßt außen eine deutliche, ziemlich kleinzellige, reichlich Chlorophyll führende Epidermis erkennen, an der keine Spaltöffnungen oder Haarbildungen sichtbar sind und deren Cuticula kaum ausgebildet ist. Sowohl auf der Ober- als auf der Unterseite ist die Epidermis tapeziert mit einer Schicht großzelligen, weniger Chlorophyll führenden Parenchyms, welches unmittelbar an die großen, zwischen den Nerven in verschiedener Zahl sich hinziehenden Luftgänge grenzt. Über die Entwicklungsgeschichte vgl. Müller (29, S. 41). Die Bündel selbst sind gleichfalls von einer Schicht strahlig angeordneter Parenchymzellen umgeben, die an die dort kleineren, der Epidermis angelagerten Parenchymzellen stoßen. Nur hier bebesitzt das Blatt also 4—5 Parenchymzellenschichten, im übrigen Teil der Fläche ist stets nur eine Zelle zwischen der Parenchymschicht der Ober- und der Unterseite eingelagert, die dort die einzige Verbindung der beiden Seiten und die Trennung zwischen den Luftgängen darstellt (36, S. 22). Die Zellen der Wände zwischen den Luftgängen sind kleiner, als die an sie grenzenden, besonders großen Wandparenchymzellen. Die längs verlaufenden Luftgänge sind hin und wieder durch zarte Querwände unterbrochen.

Squamulae intravaginales zeigen nach Müller (29, S. 44) bezüglich ihrer Stellung und Anzahl keine Konstanz, sie finden sich nicht nur zwischen den Laubblättern, sondern sind auch zwischen Spatha und Blüte resp. Blütenstand eingeschaltet. Sie bilden in ähnlicher Weise Schleim, wie die der *Potamogetonaceae* etc. (vgl. 38, S. 333, 356).

Die Blütenstände bezw. Blüten stehen meist zu 3 in einer Blattachsel neben einem Laubsproß, der zu einem Ausläufer auswächst. Rohrbach erklärte (33, S. 56) zwei derselben für grundständige deckblattlose Seitensprosse des dritten, dem widerspricht indessen Müller (29, S. 48), der die betreffenden Gebilde eingehend entwicklungsgeschichtlich untersuchte. Die erste Anlage der jungen Blütenstände führt in die Nähe der Scheitelregion der Pflanze. „Daß durch die Ausscheidung des ziemlich unregelmäßigen Gewebekörpers am Vegetationspunkt wenigstens nicht immer ein Laubsproß angelegt wird, ist schon damit bewiesen, daß Fälle anzutreffen sind, wo wirklich der Komplex von Achselprodukten, wie er sich von einem älteren Blatte umschlossen vorfindet, nur aus Infloreszenzen zusammengesetzt ist, in dem auch der gewöhnlich vorkommende Laubsproß durch eine solche, die seine Stelle einnimmt, vertreten wird.“ Diese Beobachtung trifft wenigstens für männliche Pflanzen zu. Aus diesem Grunde hält es Müller schon von vornherein für unwahrscheinlich, daß die Blüten bezw. Blütenstände als Achsen niederer Ordnung aus dem zuerst angelegten Laubsprosse ihre Entstehung nehmen sollten, er faßt den vom Scheitelgewebe seitlich hervorgetretenen Höcker als das gemeinschaftliche Podium sämtlicher sich später in dieser Blattachsel vorfindenden sekundären Achsen auf. Aus dem sich abflachenden Gewebehöcker entstehen beinahe gleichzeitig seitlich rechts und links zwei Ausbuchtungen, und später an den noch freien Punkten vorn und hinten noch zwei. Von diesen vier sind die beiden seitlichen durch die Anlage der Spathen bald als Blüten kenntlich, ebenso von den beiden andern die der Achse zugewandte. Der zeitlich und örtlich vor diesen letzteren entstehende, vierte Höcker, der normalerweise zum Laubsproß wird, kann sich, wie bemerkt, auch zu einer vierten Blüte bezw. Blütenstand entwickeln. — Nach Müller geht diese Entwickelung namentlich in den Wintermonaten vor sich und zwar mit großer Energie, so daß in noch jungen Knospen ein ganzes ineinander geschachteltes Sproßsystem von bedeutender Entwickelung sich vorfindet. Dann tritt ein Stillstand in der vegetativen Ausgestaltnng ein, die erst nach der Blütezeit wieder lebhaft fortgesetzt wird. Während des Stillstandes entwickeln und ent-

falten sich die Knospen, und das ganze Sproßsystem löst sich durch Streckung der Achsen der Laubsprosse und Entwickelung der jungen Pflanzen an den Ausläuferspitzen in eine Reihe neuer Pflanzen auf. Gleichzeitig mit den Blüten werden an den jungen Pflanzen die Wurzeln angelegt.

Die männlichen Blüten sind kaum 0,5 mm im Durchmesser groß und sitzen in großer Zahl innerhalb der Spatha (Fig. 410, 2 u. Fig. 412), die wieder auf einem bis zu 7 cm langen Stiele steht. Die Spatha besteht aus 2 Blättern, welche mit den Rändern verbunden sind, selten wird sie aus 3 Blättern gebildet, später ist sie meist unregelmäßig blasig aufgetrieben und zwar meist an einer

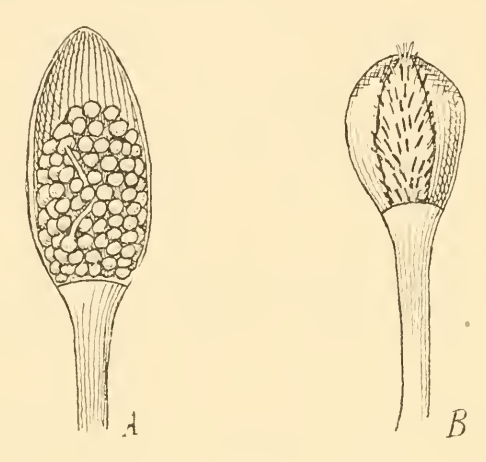


Fig. 412. *Vallisneria spiralis.*
Männliche Blütenstände; A unmittelbar vor dem Aufgehen der Blütenscheide, deren vordere Hälfte weggeschnitten ist; B Blütenscheide geöffnet, das vordere Blatt weggenommen, die Blüten haben sich losgerissen. 5 : 1. (Orig. Kirchner.)

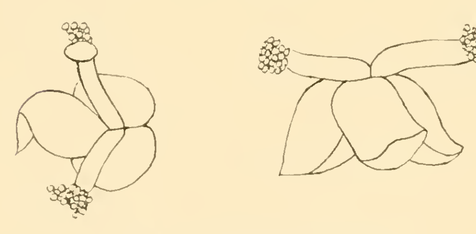


Fig. 413. *Vallisneria spiralis.*
Geöffnete männliche Blüten, von oben und von der Seite gesehen. 40 : 1. (Orig. Kirchner.)

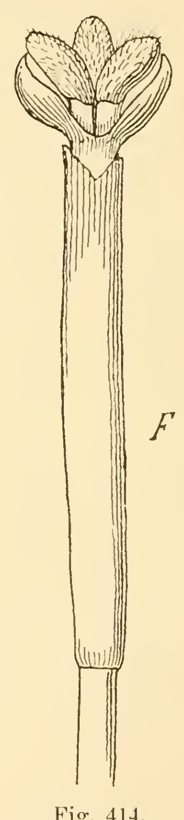


Fig. 414.
Vallisneria spiralis.
Weibliche Blüte.
F Fruchtknoten. 5 : 1.
(Orig. Kirchner.)

Seite stark konvex, auf der andern etwas konkav bleibend. Im ganzen erscheint sie oft beinahe dreikantig, weshalb sie häufiger als aus 3 Blättern bestehend angesprochen wurde. Beim Entlassen der Blüten trennen sich nicht die ursprünglichen Blattanlagen von einander, sondern das ganze Gebilde reißt unregelmäßig auf.

Im Innern der Spatha befindet sich ein Kolben (Fig. 412), der gleich bei seiner Entwickelung eine Anzahl von Höckerchen zu erzeugen beginnt, diese stehen ähnlich wie bei *Typha* ganz unregelmäßig und entstehen zu gleicher Zeit in größerer Zahl, so daß eine Ordnung in der Entwickelung nicht zu konstatieren war. Der

ganze Kolben ist von ihnen bedeckt, und mit seiner zunehmenden Größe werden immer neue Höcker nachgeschoben. Sehr bald lassen sich die Höcker als Einzelblüten erkennen. Zunächst entstehen die äußeren 3 Perigonblätter, die sich zur Blütenhülle zusammenschließen, später die 3 inneren Perigonblätter, die aber äußerst klein bleiben und aus einer doppelten Zellage bestehen. Ihre Stellung ist eine sehr unregelmäßige, weder stehen sie vor den äußeren Perigonblättern, noch wechseln sie regelmäßig mit ihnen ab (29, S. 62). Nach Müller werden sie vielleicht durch die sich entwickelnden Staubblätter aus der Lage gedrängt. Dadurch schon erscheint die Blüte zygomorph.

Die Staubblätter entstehen aus dem sich innerhalb der Anlagen der Perigonblätter etwas hervorwölbenden Vegetationspunkt, und zwar indem dieser völlig durch 3 Höcker, die mitunter etwas nacheinander erwachsen, aufgelöst wird. Ein freier Raum, wie es Chatin darstellt, oder gar eine Anlage weiblicher Organe bleibt zwischen ihnen nach Müller nicht bestehen. Rohrbach deutete deshalb die Staubblätter als verzweigte Anthere, eine Erklärung, die gezwungen erscheint. Von diesen drei Anlagen bleibt meist eine im Wachstum zurück und ist dann in der fertigen Blüte nur als Rudiment (Staminodium) zu finden. Meist sind nur 2 entwickelte Staubblätter mit Staubbeuteln und Pollen vorhanden (Fig. 411, 6 u. Fig. 413). Eine Färbung zeigen die Staubblätter ebenso wenig wie die Perigonblätter.

Die Perigonblätter bleiben bis zur Zeit der Loslösung der einzelnen Blüten nach dem Aufreißen der Spatha geschlossen; durch die mit eingeschlossene Luft steigen die Blüten wie Blasen an die Wasseroberfläche empor, öffnen sich dann, auf den kahnförmigen äußeren Perigonblättern schwimmend (Fig. 413). Die schwimmenden Blüten werden gegen die Narben der jetzt aus dem Wasser herausragenden weiblichen Blüten getrieben oder in ruhigem Wasser von ihnen angezogen und bestäuben sie so (**142**, S. 67; **102**, I. S. 84; **86**, II. S. 95, 117, 118; **56**, II. S. 364).

Die weibliche Blüte (Fig. 414) sitzt einzeln in einer zylindrischen Spatha, nach Müller ist morphologisch, wie er entwickelungsgeschichtlich nachweist, diese einblütige Spatha der vielblütigen männlichen gleich zu setzen. Die Spatha ist bis etwa 1.5 cm lang und steht auf dem sehr langen, dünnen, sich zu Beginn der Blütezeit bis an die Wasseroberfläche streckenden, nachher spiralig zusammengezogenen Stiele (Fig. 410, 1). Nach Müller geht mit der Streckung des Spathastieles die Ausbildung der Spirale Hand in Hand, das letztere in geringerem Maße, so daß das Aufsteigen der Blüte lediglich das Resultat der Längsstreckung ist. Zur Blütezeit sind daher nur wenige und weite Windungen vorhanden. Zu dieser Zeit besteht der Stiel im Querschnitt aus einem zentralen Gefäßbündel (29, S. 60), welches von einer etwa 6—8 Zellen starken Parenchymlage umgeben ist, die mit zahlreichen (etwa 10—12) etwas radial gestreckten Luftgängen durchsetzt ist und außen an die Epidermis grenzt. Seitlich neben dem ebengenannten zentralen Bündel tritt nun noch ein zweites auf. Durch ungleiches Wachstum beider kommen dann schließlich die das Herabziehen der Blüte bewirkenden engeren Windungen zustande.

Die Höcker des Vegetationskegels, aus denen weibliche Spathen erwachsen, nehmen zunächst eine kurze, zylindrische Form an, und oben erheben sich dann gleichzeitig zwei Wülste, die die Anlage zu den beiden, bald zur Spatha verschmelzenden Blättern darstellen. Aus dem in die Spatha eingeschlossenen Scheitel entspringen zunächt die 3 rasch heranwachsenden äußeren Perigonblätter. Erst etwas später bilden sich die 3 Fruchtblätter, die in der bei unterständigen Fruchtknoten gewöhnlichen Weise durch Streckung der Achse innen herabgezogen werden. Im ausgewachsenen Zustande ist der Fruchtknoten fast so lang wie die Spatha. Abwechselnd mit den äußeren Perigonblättern und auch (nach

außen) alternierend mit den Fruchtblättern stehen 3 kleine, schuppenartige Gebilde, die Müller nicht in allen Fällen nachweisen konnte (29, S. 57). Sie besitzen eine unregelmäßig-verkehrt-eiförmige bis längliche Gestalt, sind auch öfter an der Spitze ausgerandet oder zweispitzig eingekerbt. Mit Recht spricht Müller diese Gebilde als rudimentäre innere Perigonblätter an, und hält sie nicht wie Parlatore für Staminodien. Sie entstehen, wenn die Fruchtblätter eben ihre Entwickelung begonnen haben. An der Spitze des Fruchtknotens erscheinen dann die 3 Narben, die im ausgebildeten Zustande herzförmig ausgeschnitten sind (Fig. 411, 7), eine rotbraune Färbung annehmen und sich mit Narbenpapillen bedecken.

Die Samenanlagen werden in großer Menge an den Wänden des Fruchtknotens und zwar im ganzen in akropetaler Folge angelegt. Sie sind unregelmäßig angeordnet und orthotrop (Fig. 410, 5, Fig. 411, 8). Ihre Entwickelung ist von Pfeffer untersucht worden (29, S. 58). Abweichend von der Mehrzahl der übrigen Pflanzen ist dabei, daß das innere Integument, welches ziemlich frühzeitig den inneren Teil der Samenanlage umwächst, zu einer Zeit, wo der Embryosack bereits eine ansehnliche Größe erreicht hat, für sich allein die Mikropyle bildet, während das äußere Integument, welches ziemlich spät angelegt wird, sobald es etwa die Mitte des inneren erreicht hat, zu wachsen aufhört. Die ganze Samenanlage bekommt dadurch eine gewisse Ähnlichkeit mit der Gestalt einer Eichel oder eines Samens von *Taxus baccata*.

Die Früchte sind schlank zylindrisch, fast stielartig oder oberwärts schwach verdickt, an der Spitze tragen sie die mehr oder weniger erhaltenen Reste der äußeren Perigonblätter. Bei der Reife lösen sie sich durch das Faulen des oberen Teiles des Stieles, also am Grunde der Frucht von der Mutterpflanze los und der etwa 6—7 cm lange, die Samen enthaltende Teil sinkt auf den Grund des Gewässers herab, dort gleichfalls durch Fäulnis die Samen entlassend. Die Samen sind klein, etwa 1.5 mm lang, walzlich-keulenförmig (Fig. 410, 6), gegen das eine Ende etwas dicker, mit kurzer aufgesetzter Spitze, nach der anderen Seite allmählich verschmälert (Kerners Nachlaß). Ihre Keimung ist anscheinend noch nicht genügend beobachtet und beschrieben worden, im nördlichen Teile des Gebietes scheinen sich in der Kultur nirgends reife Früchte auszubilden; trotz zahlreicher Blüten sah ich nie eine solche, die jungen Früchte gingen stets bald zu Grund. Die sehr ausgiebige Vermehrung der Pflanzen erfolgt ausschließlich auf vegetativem Wege, und diese wird durch das Ausbleiben der geschlechtlichen Vermehrung noch erheblich gefördert.

2. Unterfamilie. **Stratiotoideae.**

Von dieser Unterfamilie sind, wie oben bemerkt wurde, auch nur 2 Arten im Gebiete vertreten, die zwei verschiedenen Gattungen und Tribus angehören. *Stratiotes aloides* L. ist der einzige Vertreter der Gattung und der Tribus der *Stratioteae*, welche Laubblätter besitzt, die zur Blütezeit meist oben aus dem Wasser herausragen, sonst aber ganz untergetaucht sind; sie sind sitzend, breit linealisch und am Rande mit kurzen, derben, stachligen Sägezähnen versehen. Die Antherenhälften sind bei dieser Tribus einfächerig, die weibliche Blüte sitzt in der Spatha oder ist kurz gestielt, die Plazenten sind zweischenklig, die Samenanlagen anatrop. — Von der zweiten Tribus, den *Hydrochariteae*, besitzt in der einzigen Gattung die einheimische *Hydrocharis morsus ranae* nur noch einen außereuropäischen Gattungsgenossen. Die Tribus unterscheidet sich von voriger leicht durch die bei uns stets schwimmenden, lang gestielten, den Seerosen ähnlich rundlichen, ganzrandigen oder undeutlich ausgeschweiften Blätter. Die Antheren-

hälften sind zweifächerig, die weibliche Blüte zeigt in der Spatha einen deutlichen Stiel, die Plazenten sind ungeteilt und die Samen orthotrop.

4. Gattung. Stratiotes L.

4. Stratiotes aloides L., Wasseraloë.

Die Wasseraloë (wegen der an Aloë erinnernden Tracht, vgl. Fig. 415,1), auch Wasserschere, Siggel oder Sichelkohl genannte *Stratiotes aloides* ist im Gebiete fast nur in den Flachländern verbreitet, dort allerdings meist häufig. So ist sie in der norddeutschen Ebene wohl überall nicht selten; im südlicheren Gebiete längs der Donau von Niederbayern, durch Ober- und Nieder-Österreich bis Süd-Mähren und Ungarn. Außerhalb dieses Gebietes ist sie in Oberbayern und Oberschwaben selten und für das Maingebiet fraglich. In letzterer Gegend und auch anderwärts ist sie mehrfach angepflanzt worden und hat sich in diesen Anpflanzungen erhalten resp. ist aus ihnen verwildert. — Außerhalb Mitteleuropas ist sie nördlich in Dänemark nicht selten, im südlichen und mittleren Schweden ist sie bis zum 61. ° n. B. verbreitet, in Lappland sogar bis zum 67½. ° bekannt. Auf den Britischen Inseln ist *Stratiotes* wohl nur im eigentlichen England ursprünglich einheimisch, in Schottland und Irland ist sie nur angepflanzt und verwildert, ebenso wohl auch überall in Frankreich. In Spanien wird sie von Katalonien angegeben, in Italien von wenigen Stellen in Oberitalien, stets an den Fundorten nur in einem Geschlecht. Auf der Balkanhalbinsel wächst sie nur in Serbien und Rumänien. In Rußland ist sie von der angegebenen Grenze in Finnland südlich bis zum Kaukasus verbreitet. Außerhalb Europas kommt die Wasseraloë nicht als wilde Pflanze vor.

An den Standorten tritt *Stratiotes* meist in großen Mengen auf, oft sind große Strecken ganz von ihr bedeckt. Sie kommt meist in stehenden oder langsam fließenden Gewässern vor, namentlich in Buchten, Gräben, Altwässern, tiefen Sümpfen etc.; seltener wächst sie in tieferem und dabei etwas bewegtem Wasser, so beobachtete sie Caspary[1]) im Sunowosee bei Lyck in einer Tiefe von 1,6 m auch während des Sommers am Grunde des Wassers festgewurzelt. Im tieferen Wasser scheint sie überhaupt oft dauernd vegetierend, in jeder Jahreszeit grünend, auf dem Gewässergrunde zu leben, ich beobachtete sie mehrfach so. Einen Hauptanteil hat *Stratiotes* bei der Verlandung der Gewässer. Wenn durch die Tätigkeit der *Potamogetonaceae* und anderer Wasserpflanzen eine Verflachung des Wassers durch Schlammbildung etc. stattgefunden hat, oder wenn bei größeren Gewässern in den Buchten sich eine reichliche Menge Schlamm angesammelt hat, daß das Wasser nicht mehr zu tief ist und auch die Wellenbewegung dadurch gebrochen ist, vermehrt sich die Wasseraloë durch die unten näher zu beschreibenden Brutknospen so ungeheuer stark, daß öfter größere Wasserflächen im Sommer ganz von den aus dem Wasser hervorragenden Blättern bedeckt sind, an Stelle einer größeren Wasser-, bezw. Eisfläche im Winter, ist scheinbar eine grüne Wiese entstanden, denn einer frischgrünen Graswiese gleichen die *Stratiotes*-Bestände aus einiger Entfernung. Durch die große Stoffproduktion während eines Jahres und dadurch, daß selbst bei starkem Winde die Wellen in den Beständen fast völlig gebrochen werden, wird eine reiche Ansammlung organischer Massen und auch von Schlammteilen bewirkt, und oft schon nach wenigen Jahren solch intensiven Wachstums sieht man aus den

[1]) Vgl. Verhandl. Naturf. Ver. Königsberg 1860. 294.



Fig. 415. *Stratiotes aloides.*
1. Männliche Pflanze mit Ausläufern, verkl. 2. Durchschnittene Pflanze im Spätsommer, ein Teil der Blätter zurückgeschlagen und absterbend, ebenso die Wurzeln. 3. Dieselbe Pflanze im Herbst, die Wurzeln bis auf eine und die unteren Blätter abgestorben, in der Mitte einige Winterknospen. 4. Dieselbe Pflanze im Dezember, alle Wurzeln abgestorben; die Blätter sind entfernt (nur die Achselschüppchen sind stehen geblieben), um eine fertige Winterknospe zu zeigen. 5. Winterknospe im Längsschnitt. 6. Frucht, zwischen den bleibenden Spathablättern hervorragend; 2—6 1 : 1. 7. Teil der Fruchtknotenwand von innen, zeigt die zweischenkligen Plazenten mit den Samenanlagen; vergr. 8. Fruchtknoten im Querschnitt; vergr. 9. Same; vergr. (1. Original, 2—9 nach Nolte.)

Stratiotes-Massen einige Halme von Rohrgräsern und anderen bestandbildenden Monokotylen der Ufer hervorsprießen, ein Zeichen, daß die Aufhöhung des Gewässergrundes schon soweit erfolgt ist, daß die Rohrgräser und die Ufervegetation Fuß fassen konnten. Werden die Uferpflanzen zahlreicher und bilden ihrerseits Bestände, so geht *Stratiotes* an Zahl zurück und lebt dann mehr oder weniger vereinzelt zwischen den größeren Pflanzen, bis die noch weiter fortschreitende Schlammansammlung und Verflachung ihr das Gedeihen ganz unmöglich macht.

Die Keimung ist mehrfach untersucht worden, schon von Richard (31), dann aber namentlich von Klinsmann (24) und Irmisch. — Schon im Samen ist die Plumula stark entwickelt, schon dort kann man 5—10 kleine Blättchen deutlich unterscheiden. Das Keimblatt ist linealisch-lanzettlich, dick und fleischig und umfaßt an seinem Grunde die übrigen Blätter der Plumula nur sehr wenig, im übrigen ist seine Länge und Gestalt im Samen etwas wechselnd, bald ist es ziemlich stumpf, abgerundet, manchmal ist es spitz; die längeren der Blätter der Plumula reichen entweder bis zu seiner Spitze, oder sind merklich kürzer. — Irmisch (20, S. 82) beobachtete, daß die Keimung der dauernd im Wasser gehaltenen Samen zum größten Teile im Laufe des nächsten Frühlings und folgenden Sommers erfolgte, andere keimten erst im folgenden Jahre, einige sogar erst im zweitfolgenden Herbste; ähnlich verhielten sich auch von Klinsmann gesäete Samen.

Die ziemlich harte und spröde Samenschale wird bei der Keimung vom Mikropylenende her der Länge nach gespalten, hält aber am andern Ende oft noch lange Zeit zusammen und wird so vom Keimblatte in die Höhe gehoben. Das Keimblatt streckt sich jetzt bald in die Länge ohne wesentlich an Dicke dabei zuzunehmen, schließlich erreicht es eine Länge von bis über 2 cm. Die Spitze desselben ist dünner und meist etwas aufwärts gekrümmt (Fig. 416, 1 u. 2), im Querschnitt ist es halbstielrund mit abgerundeten Seiten, am Grunde meist deutlich rinnig. Zu gleicher Zeit geschieht das lebhafte Ergrünen der Teile, die oft schon im Samen grünlich gefärbt waren. Bereits in der Achsel des Keimblattes und der übrigen jungen Blätter finden sich je 2 Achselschüppchen. Das untere Ende des Samens, bei Pflanzen mit einer Hauptwurzel dieser entsprechend, ist konisch zugespitzt und trägt an der Spitze eine Partie abgestorbenen Gewebes, nach Irmisch des Samenträgers. Die konische Spitze verändert sich nicht wesentlich, namentlich streckt sie sich nicht wurzelartig in die Länge. Anatomisch ist auch keine Anlage einer Wurzelhaube etc. vorhanden. In der Mitte verläuft ein Zentralstrang von zarten, engen Zellen in dem Parenchym, ähnlich wie er auch im Keimblatte vorhanden ist. Wurzelhaare, wie sie noch bei anderen Pflanzen mit verkümmerter oder fehlschlagender Hauptwurzel zu finden sind, sind gleichfalls nicht vorhanden, so daß also der Pflanze auch die Anlage einer Hauptwurzel ganz zu fehlen scheint. Dagegen ist die erste Seitenwurzel sehr frühzeitig angelegt. Irmisch fand sie bereits im Embryo innerhalb des Gewebes, wenig tiefer unterhalb des Vegetationskegels des Laubteiles.

Die Blätter der Plumula, die, wie oben dargestellt ist, anfangs dem Keimblatt angedrückt sind, biegen sich bald nach außen und breiten sich mehr oder weniger aus, indem sie länger und breiter werden (Fig. 416, 3). Sie werden meist von einem Mittel- und zwei Seitennerven durchzogen, in denen man Ring- und Spiralgefäße erkennen kann, die Irmisch im Kotyledon und in der hypokotylen Achse nicht fand. Am Rande der ersten Blätter sind schon feine, aus je einer zugespitzten Zelle bestehende Zähne zu bemerken, sodaß auch die ersten Blätter bis auf ihre geringe Größe in der Gestalt den späteren völlig ähnlich sind. Die Achselschüppchen fand Irmisch hier etwas länger gestreckt als in der Achsel des Kotyledon. Die dünnen Spitzen der Blätter sind oft spiralig eingerollt.

Erst einige Wochen nach dem Beginne der Keimung durchbricht die erste Wurzel seitlich das dicke Parenchym des hypokotylen Gliedes. Sie wächst nach Irmisch auf der Seite hervor, die unter der Mediane des Kotyledon liegt.

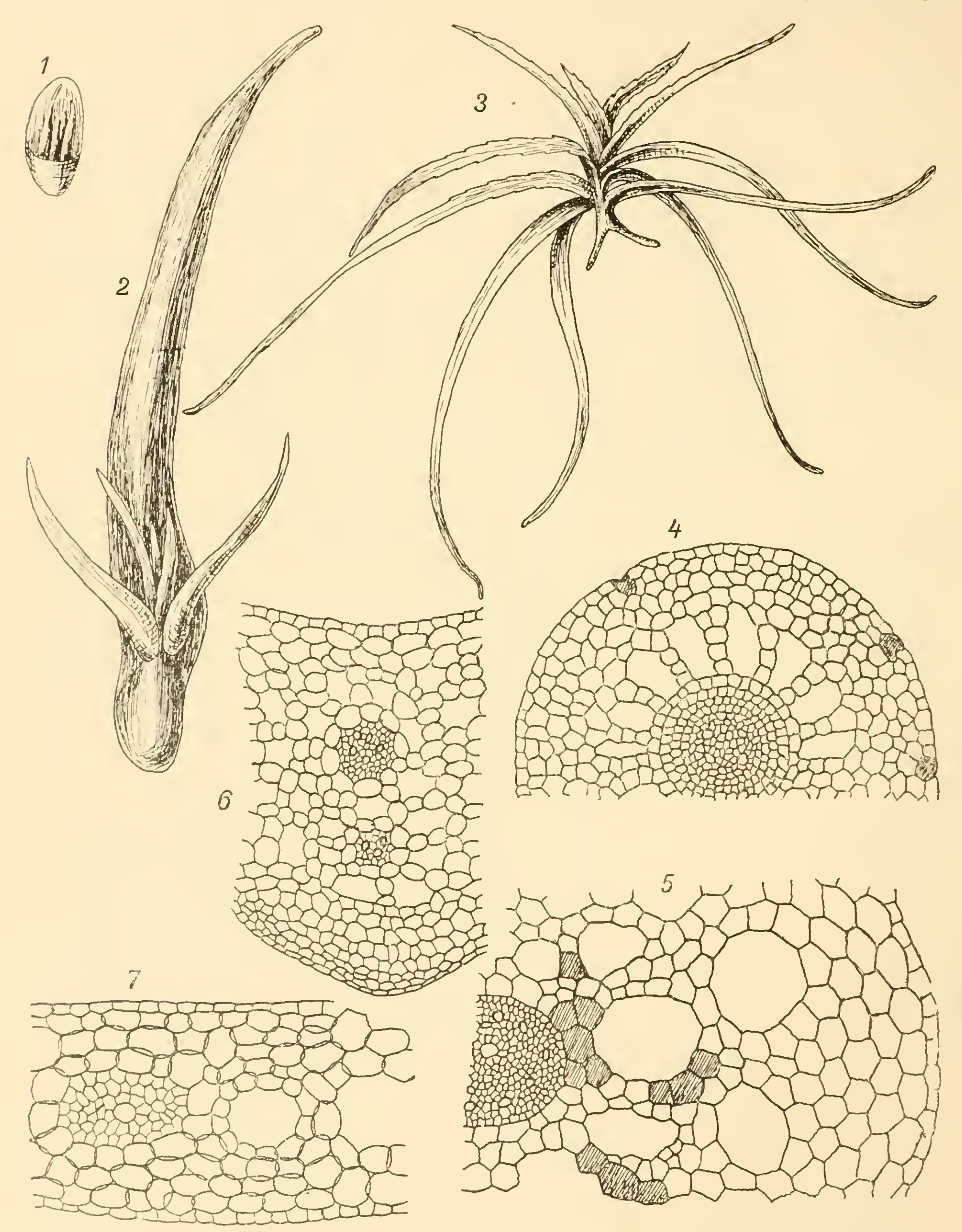


Fig. 416. *Stratiotes aloides.*

1. Samen zu Beginn der Keimung; ca. 2 : 1. 2. Junge Keimpflanze, oben der vergrößerte Kotyledon; 5 : 1. 3. Weiter entwickelter Keimling, der Kotyledon zur Seite gedrückt, erste Seitenwurzel gebildet; 1 : 1. 4. Querschnitt durch die Wurzel. 5. Querschnitt durch ein verlängertes Stengelglied. 6. Querschnitt durch die Mittelrippe des Blattes 7. Querschnitt durch die Blattfläche. (1, 2 nach Klinsmann, 3 nach Schenck, 4 bis 7 nach Chatin.)

Wenn sie über 2 cm lang ist, beginnt sie Wurzelhaare zu treiben; verzweigt ist sie ebensowenig wie die späteren Wurzeln. Außer ihr bricht keine mehr aus dem hypokotylen Gliede hervor, alle übrigen entstehen aus dem gestauchten Stengel und zwar noch im ersten Jahre in einiger Zahl. Mit ihnen wächst die Keimpflanze am Grunde des Gewässers fest. Von im Frühjahre gekeimten Pflanzen waren im Juli bereits das Keimblatt, die hypokotyle Achse und öfter schon das unterste Laubblatt zerfallen. Bereits im ersten Jahre entstanden auch schon einige Winterknospen an den jungen Pflanzen.

Die Wurzeln stehen an den Stengelknoten und namentlich an den verdickten Achsenteilen in großer Menge (vgl. unten), sie sind ganz unverzweigt, ziemlich lang, stielrund und etwas fleischig. Im jugendlichen Zustande sind sie weiß gefärbt und mit zahlreichen Wurzelhaaren besetzt, durch welche eine genügende Verankerung möglich ist. Sie hinterlassen beim Zusammenfallen an der älteren Wurzel kleine Gruben, wie sie ähnlich auch bei anderen Wasserpflanzen mit dickeren Wurzeln zu finden sind. Eine Cuticula ist nicht deutlich entwickelt; das Rindengewebe besteht zunächst in den äußeren Teilen aus einem mehrschichtigen Parenchym, welches etwa 4—5 Zellen stark ist und nur mäßig große Interzellularräume zwischen sich läßt. Innen folgt dann ein Kranz großer radial gestreckter Luftgänge, die durch nur eine Zelle starke Zwischenwände getrennt sind. Diese Luftgänge sind nach Chatin (9, S. 13) nicht durch Diaphragmen unterbrochen, es ist dies aber wohl wenig wahrscheinlich; leider steht zur Zeit kein frisches Wurzelmaterial zur Verfügung. Der zentrale Leitungsstrang enthält mehrere Xylemgänge, Gefäße sind auch hier nicht mehr vorhanden. (Fig. 416, 4).

Der Stengel, soweit er beblättert ist, ist zu einer kurzen knolligen Achse gestaucht, die an einem Längsschnitt durch die ganze Pflanze sichtbar wird (Fig. 415, 2 u. 3); sie ist etwa kuchenförmig, dick und fleischig, abwärts etwas eingedrückt, etwa 2,5 bis über 3.5 cm breit und über 1 cm hoch. Im unteren Teile ist dieser Körper dicht mit Wurzeln besetzt.

Im April und Mai beginnen die am Gewässergrunde überwinterten Teile lebhaft zu wachsen, sie steigen an die Wasseroberfläche, so daß die Spitzen der Blätter hervorragen, der gestauchte Stengel treibt neue Wurzeln, die in das Wasser herabhängen; durch die sich jetzt ausbreitenden Blätter wird die ganze Pflanze im Gleichgewicht schwimmend erhalten. In den Achseln der Blätter finden sich nur zum Teil Knospen und zwar folgen auf eine Blattachsel mit solchen 2 bis 8 ohne Knospen. Bei ihrer Entwickelung bildet sich am Grunde der Achselknospe ein grundständiges Niederblatt, in dessen Achsel wieder eine Knospe bald sichtbar wird. Auf dieses Niederblatt folgt ein sich schon frühzeitig streckendes Stengelglied, welches zwischen den Blättern hervorwächst und zum Ausläufer wird, zuletzt erreicht es eine Länge von meist etwa 1 bis 2, aber auch bis zu 3 dm. An seiner Spitze trägt es zunächst 2 Niederblätter, die als unvollkommen entwickelte Laubblätter ausgestaltet sind, und auf diese folgt dann wieder eine kurze gestauchte Achse, die allmählich nach innen größer werdende Laubblätter trägt und der Mutterachse ähnlich wird. Am Grunde der beiden untersten kleinen Blätter der neuen Blattrosette entstehen bald Wurzeln. — In der Blattachsel des Muttersprosses begann der neu entstandene Sproß, wie bemerkt, mit einem Niederblatte, welches in der Achsel eine Knospe trug. Diese Knospe ist bei genügender Wuchskraft der ganzen Pflanze imstande, einen gleichgestalteten Ausläufer, wie den vorbeschriebenen, zu treiben, der seinerseits wieder mit einem, eine Knospe in der Achsel tragenden Niederblatte beginnt. So können bis 4 Sprosse nebeneinander in der Achsel eines Blattes stehen, scheinbar gleichwertig untereinander. Sämtliche Ausläufer

lösen sich leicht am Grunde ab, jedenfalls bei einem bestimmten Grade der Entwickelung. Die jungen Pflanzen werden dadurch selbständig.

Gegen Ende des Sommers hört die Entwicklung gestreckter Ausläufer auf, und zwar wie es scheint, je nach den Standortsbedingungen zu verschiedener Zeit: so beobachtete ich in dem klaren, langsam fließenden Wasser der Kolberger Festungsgräben alljährlich im Winter zahlreiche, vollentwickelte Pflanzen mit zahlreichen gestreckten Ausläufern, während an anderen Orten der von Nolte beschriebene Zerfall frühzeitig eintrat. In diesem Falle werden die älteren Blätter der Mutterpflanze, von außen her beginnend, zurückgeschlagen und fangen allmählich an zu faulen. Zu gleicher Zeit sterben die Wurzeln und der untere Teil der gestauchten Hauptachse der Pflanze ab. Fig. 415, 2 stellt eine solche Pflanze im Querschnitt dar, bei der die meisten Blätter am Ende des Sommers herabgeschlagen sind und abzusterben beginnen; bei Fig. 415, 3 ist derselbe Sproß im Spätherbst zu sehen: die Wurzeln sind bis auf eine verschwunden, und oben ist nur noch der Blätterschopf, mit dem die auf den Gewässergrund zurückgesunkene Pflanze überwintert. Fig. 415, 4 zeigt das Bild im Dezember: der untere Teil der Achse ist mit den Wurzeln ganz verschwunden, oben sind in dem Blätterschopf eine Anzahl Vermehrungsknospen eingeschlossen, von denen eine herauspräpariert ist; die Blätter sind künstlich entfernt (30, S. 4 ff.).

Soweit die auf kürzeren Stielen in den Blattachseln stehenden Knospen von solchen Blättern getragen werden, die später zerfallen resp. zunächst zurückgeschlagen werden, lösen sie sich im Herbst von der Mutterpflanze ab und sinken zu Boden, selbständig überwinternd. Sie sind denen, die zwischen den überwinternden Blättern eingeschlossen bleiben, sehr ähnlich gestaltet, nämlich länglich-lanzettlich, lang zugespitzt, im Querschnitt abgerundet dreikantig, und etwa 2—4 cm lang. Die Stiele sind stielrundlich, schwach zusammengedrückt und beginnen am Grunde mit einem den Stiel scheidenartig umfassenden Niederblatte. Der Stiel ist nach oben etwas verdickt und dann, an der Ablösungsstelle der Knospe, wieder eingeschnürt. Die Achse der Knospe ist ähnlich den beblätterten Achsen gestaucht, sie läßt im Längsschnitt bereits die ersten Wurzelanlagen erkennen. Umgeben wird die Knospe von mehreren dicht aneinanderliegenden, stumpfen, ganzrandigen, dickhäutigen, fast lederartigen Schuppen, deren innere (dünnere) länger sind (Fig. 415, 5). In diesem Zustande überdauern die Knospen den Winter, nach Anfang April fanden sie sich im Bassin des Botanischen Gartens unverändert vor. In warmes Wasser gebracht, bilden sie sofort Wurzeln, und unter Erzeugung echter Laubblätter öffnen sie sich.

Zu gleicher Zeit, wenn die alten Pflanzen sich im Herbst in der beschriebenen Weise auf den Boden des Gewässers senken, sinken auch die jungen, aus den Ausläufern entstandenen Pflanzen herab und überwintern am Grunde als junge Pflänzchen. An geeigneten Standorten wurzeln sie bald am Grunde fest und wachsen dort lebhaft weiter. Nolte macht schon darauf aufmerksam, und ich kann es aus vielfachen Beobachtungen bestätigen, daß diese angewurzelten Pflanzen die Fähigkeit verlieren aufrecht im Wasser zu schwimmen, wenn man sie vom Boden losreißt; vielmehr kehren sie sich um und schwimmen schräg mit der Wurzelseite seitlich nach oben, oder wenn wenig Wurzeln vorhanden sind, steht die Unterseite oft direkt nach oben. An gewissen Standorten, namentlich in fließendem Wasser, scheinen die Pflanzen sich überhaupt nicht vom Grunde zu lösen, jedenfalls bemerkte ich mehrfach im Sommer untergetauchte Rasen von *Stratiotes* (vgl. auch S. 687).

Auf dem anatomischen Bilde zeigt die kurze gestauchte Achse im Querschnitt eine zentrale Zone, die von den Gefäßbündeln durchzogen wird. Nach außen schließt sich ein parenchymatisches Gewebe an, welches von großen Luftgängen durchsetzt ist, die nach Chatin (9, S. 19) keine Diaphragmen

aufweisen. Dieses Parenchym wird fast wagrecht durchzogen von den Gefäßbündeln, die aus der Mitte des Stengels seitlich in die Blätter abgehen. Die Schicht wird nach außen umgeben von einer Rindenschicht, die auf einem schmalen Ringe Gefäßbündel führt und ihrerseits von einer parenchymatischen Zone nach außen umschlossen wird: letztere zeigt wieder größere Interzellularräume und die nach außen in die Anhangsorgane herausgehenden Bündel. Chatin deutet nur die innere, von Gefäßbündeln durchzogene Partie als eigentlich zum Stengel gehörig, die äußeren Teile sind nach ihm als blattbürtig anzusehen.

Die gestreckten Stengelglieder der Ausläufer sind außen von einem etwa 4—5 Zellschichten starken, reichlich Chlorophyll führenden Parenchym umgeben, welches keine großen Interzellularräume enthält und nach außen von einer gleichfalls Chlorophyll führenden, aus kleineren Zellen zusammengesetzten Epidermis abgeschlossen wird. Die Zellen der Parenchyms sind mehr oder weniger kollenchymatisch verdickt. Im Innern der Ausläufer sind die Gefäßbündel anscheinend ziemlich unregelmäßig eingelagert, die Mitte selbst wird eingenommen von einem größeren zentralen Bündel mit ziemlich großem Xylemgange und mit Ring- und Spiralgefäßen. Zwischen dem zentralen Bündel und dem vorher beschriebenen Gewebe liegt ein von großen Luftgängen durchsetztes Parenchym, welches nach außen von einigen, an die kollenchymatische Schicht angrenzenden, nach den Luftgängen zu von 2 Parenchymlagen bedeckten Kreise von etwa 7—9 ungleich großen Gefäßbündeln umgeben ist (Fig. 416, 5). Auch diese führen etwa in ihrer Mitte einen Xylemgang und außerdem Ring- und Spiralfasern. Die Zellen im Innern, namentlich die des mit Luftgängen durchsetzten Parenchyms enthalten weniger Chlorophyll als die der äußeren Zellagen, eine Anzahl sind ganz chlorophyllos, von diesen sind einige mit einem lebhaft roten Safte erfüllt, der auch bei den Blattzellen von Winterknospen und anderen Laubteilen hie und da wiederkehrt. Die Luftgänge sind nach Chatin von durchbrochenen Diaphragmen unterbrochen, seitlich von einander getrennt sind sie durch ein- bis mehrschichtige Wände (9, S. 13; **154**, S. 131).

Die Blätter stehen zu einer dichten, trichter- bis glockenförmigen Rosette gedrängt, mit breitem Grunde der verdickten Achse aufsitzend. Sie sind breitlinealisch, steif und dunkelgrün, zugespitzt, am Grunde etwas rinnig; sie werden bis zu 4 dm lang, bis 4 cm breit, und sind am Rande mit kurzen, stachligen Sägezähnen versehen. In sehr tiefem Wasser werden sie mitunter bandförmig, sie sind dann schlaff und bis 1 m lang. In der Achsel haben auch sie eine Reihe von Achselschüppchen (Squamulae intravaginales; s. S. 417), die gerade bei dieser Art recht deutlich sind und beim Entfernen der Blätter von der knolligen Achse als Schüppchen stehen bleiben. — Die Blattstellung ist eine spiralige, von ziemlich komplizierten und, wie es scheint, mit der Größe der Pflanze und der Zahl der Blätter wechselnden Verhältnissen.

Die Blätter sind von einer ziemlich großen Zahl von Gefäßbündeln durchzogen, die hin und wieder durch Quernerven verbunden sind. Meist lassen sich 5, oder an kleineren Blättern 3 Hauptnerven und zwischen ihnen eine Anzahl schwächerer Nerven unterscheiden, im Ganzen meist etwa 9 Längsnerven. Diese liegen in den oberen Teilen des Blattes in einer Lage etwa in der Blattmitte in das Parenchym eingebettet, ober- und unterseits sind sie von etwa 3 Lagen von Parenchymzellen umgeben, die an die Epidermis der Ober- und Unterseite grenzen, seitlich werden sie meist durch 2 Zellschichten getrennt, von Luftgängen begleitet (Fig. 416, 7). Die Gefäßbündel sind denen der Stengel ähnlich gebaut, sie sind von schwachen Lagen mechanischer Elemente begleitet. Die Luftgänge, die namentlich in der Nähe der Mittelrippe zahlreicher auftreten, sind nur durch eine Zellschicht von einander getrennt, und von Diaphragmen unterbrochen. Die Epidermis, deren Zellen viel kleiner sind als die des darunterliegenden

Parenchyms, haben nur an dem oberen, aus dem Wasser herausragenden Teile, Spaltöffnungen, das übrige Blatt besitzt keine. Merkwürdig ist, daß die Epidermiszellen viel stärker mit Chlorophyll versehen sind als die übrigen Zellen des Blattgewebes. Die zahnartig vorspringenden, hornartigen Zellen des Blattgewebes sind verdickt. — In seinem unteren Teile, namentlich in der Nähe der Mittelrippe ist das Blatt viel dicker und daher auch komplizierter gebaut. Etwa in der Mitte des Blattes verläuft unterhalb des Mittelnerven noch ein schwächeres Bündel, am Grunde sind noch etwa 4 (bis 6) in der Nähe der Blattunterseite verteilt. An Stelle der einfachen Schicht großer, durch senkrechte Scheidewände getrennter Luftgänge treten zahlreiche, aber viel kleinere, durch netzartig verteilte, eine Zellage starke Wände getrennte Luftgänge auf (Fig. 416, 6), die nach Chatin keine Diaphragmen mehr aufweisen. Oft liegen 5 oder 6 Luftgänge in der Blattdicke übereinander. Besonders mechanisch verstärkt ist der Blattgrund noch durch eine der Epidermis in der Nähe der Mittelrippe angelagerte Gruppe von kollenchymatisch verdickten Zellen, die in der Mitte etwa 6 Zellschichten stark ist und sich nach der Seite ziemlich schnell auskeilt. Dadurch erscheint der Blattgrund stumpf gekielt.

Die Blütenstände stehen in den Blattachseln gemeinsam mit den vorherbeschriebenen Vermehrungssprossen, sie sind stets gestielt; die Stiele sind zusammengedrückt, im anatomischen Bau den verlängerten Internodien der Ausläufer ähnlich und etwa 1 cm oder mehr, selten bis 3 cm lang. Meist heben sie die Blüten über die Wasserfläche, selten bleiben die Blüten unter Wasser, wie es Caspary beobachtete (vgl. oben S. 697). Oben tragen die Stiele 2 derbe, bleibende, grün gefärbte Spathen, die meist 2,5 bis 3 cm lang, etwa 1,5 cm breit und meist an den Rändern stachelig gezähnt sind (vgl. Fig. 415, 1).

Die Blüten sind streng dioecisch, an jeder Pflanze findet sich stets nur ein Geschlecht. Bei der vorbeschriebenen, reichen vegetativen Vermehrung sind die beiden Geschlechter keineswegs gleich verbreitet und oft fehlt eins von beiden auf weite Strecken; wie in Dänemark allein (**154**, S. 132), so ist auch in den Niederlanden, in Schleswig, in Ungarn und im Donaugebiet überall vorwiegend bis ausschließlich die weibliche Pflanze beobachtet worden, während im übrigen Mitteleuropa das männliche Geschlecht in größerer Verbreitung oder stellenweise allein vorkommt. Selbst in Lokalfloren, in denen beide Geschlechter gefunden sind, begegnen sie sich nicht häufig in demselben Gewässer. Die Folge ist die seltene Ausbildung der Früchte und Samen (30, S. 31; 45, S. 203; 2, S. 101 und 3, S. 80). Nach Nolte ist außerhalb des mitteleuropäischen Gebietes im Norden vom 55. bis zum 68. Breitengrade überhaupt nur die weibliche Pflanze vorhanden, scheint also nur auf vegetativem Wege in diese Länder eingewandert zu sein. Wie in Mitteleuropa, so sind auch im mittleren und südlichen Rußland beide Geschlechter vertreten.

Innerhalb der etwas schlankeren Spathen der männlichen Pflanze findet sich zunächst eine zentral stehende Blüte, die wie alle Blüten am Grunde von einem dünnhäutigen Vorblatte gestützt ist, in der Achsel jedes Spathablattes entwickelt sich dann noch eine Blüte. Weitere Blüten entstehen nach einander aus den Achseln der Vorblätter der seitlichen Blüten; nach Nolte enthält der Blütenstand meist 3—6 Blüten. Jede Blüte steht auf einem in der Knospenlage in den Spathen S-förmig gebogenen, zylindrischen Stiel, der sich allmählich verlängert und zur Blütezeit meist 5—7 cm lang ist. Die äußeren Perigonblätter sind am Grunde verbunden, etwa 1,2 bis 1,6 cm lang, eiförmig-lanzettlich, stumpf abgerundet und an der Spitze kappenförmig zusammengezogen, am Grunde sind sie grünlich-weiß, glänzend, schwach durchsichtig. Der untere verbundene Teil ist stumpf-dreieckig. Die inneren Perigonblätter sind blumenblattartig ausgebildet und getrennt, eiförmig bis fast kreisrund, meist 2—3 cm lang und von

weißer Farbe; abwärts erscheinen sie etwas ausgebuchtet, von zahlreichen, feinen, fächerig verlaufenden Adern durchzogen. Innerhalb der inneren Perigonblätter befindet sich im Kreise um die Staubblätter angeordnet, ein sehr gut ausgebildetes Nektarium, es besteht aus 15—24 hellgelben, etwas zusammengedrückten, pfriemlichen, abwärts abgestumpften, drüsigen Fäden, die auf der Oberfläche etwas dunkler gelb punktiert sind und mit kurzen, weißlichen Stielen angeheftet erscheinen. Die Staubblätter sind meist etwa zu 12, mitunter auch bis zu 25 vorhanden, sie bestehen aus dem pfriemförmigen, etwas zusammengedrückten Staubfaden, der gleichfalls etwas punktiert und von der Länge der Nektarienfäden ist, und den etwas längeren, anfangs etwas fleischigen, pfriemenförmigen, gelben Staubbeuteln. Letztere stehen anfangs aufrecht und erscheinen vor dem Aufspringen der Antheren etwas zusammengedrückt, später zur Zeit der Entlassung des Pollens stehen sie im stumpfen Winkel von den Staubfäden ab, sind scheinbar 4kantig und spiralig gewunden. Der Pollen ist gelblich, rundlich, mit unebener Oberfläche. Ein Rudiment eines Griffels oder Fruchtknotens ist

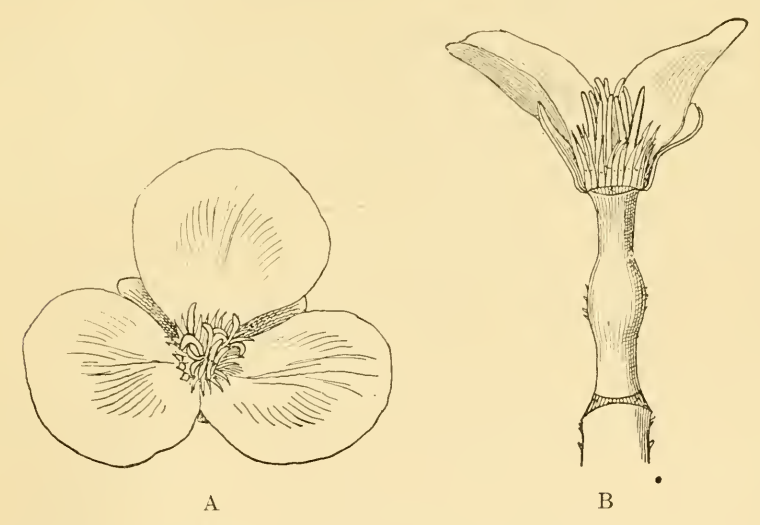


Fig. 417. *Stratiotes aloides*, weibliche Blüte.
A von oben gesehen, B von der Seite nach Entfernung von Spatha, 2 halben äußeren und 1 inneren Perigonblatt; 1 : 1. (Orig. Kirchner.)

nicht vorhanden, die Staubblätter nehmen scheinbar regellos das Innere der Blüte ein. Beobachten lassen sich bei 12 Staubblättern 3 Kreise, von denen der äußere aus je 2 genäherten Staubblättern besteht. Nachdem säntliche männliche Blüten verblüht sind, entsteht öfter in der Achsel eines letzten Blütenvorblattes, Blütenknospen ähnlich und sich ihnen ähnlich verhaltend, eine Laubknospe.

Die weiblichen Blüten (Fig. 417) sind den männlichen ziemlich ähnlich gebaut, sie stehen meist einzeln, seltener zu zwei in einer Scheide. Die äußeren Perigonblätter sind meist breiter und ihre freien Abschnitte spreizen weniger stark von einander. Die inneren Perigonblätter sind meist kleiner als an den männlichen Blüten, zur Blütezeit stehen sie mehr aufgerichtet, auch sind sie deutlicher herzförmig. Die Fäden des Nektariums sind etwas länger. Der Fruchtknoten ist eiförmig, zur Blütezeit kürzer als der Stiel der männlichen Blüten, deshalb ragen die Perigonblätter nur eben zwischen den Blättern der Spatha heraus. Nach beiden Enden verschmälert sich der Fruchtknoten; er ist sechseckig, von den 6 Kanten springen meist 2 stärker hervor, diese sind, besonders am Grunde,

mit spitzen Stacheln besetzt, die übrigen sind stumpf und meist auch unter sich nicht gleich gestaltet. Die 6 Griffel sind kurz, dick, fleischig, sie tragen zweispaltige Narben; diese sind gleichfalls 3kantig und stehen radial ab, oberwärts sind sie mit deutlichen Narbenpapillen bedeckt. Im Innern des Fruchtknotens (Fig. 415, 7 u. 8) springen die Plazenten zweischenkelig vor, der Fruchknoten wird dadurch scheinbar 6fächerig (da die Plazenten in der Mitte nicht verschmelzen), meist sind die Plazenten deutlich gebogen und umgreifen sich anfangs in der Mitte zentral: sie alternieren mit den Kanten des Fruchtknotens. In jedem Fache befinden sich etwa 4, höchstens 6 anatrope Samenanlagen.

Die Bestäubung der Blüten geht zweifellos durch Insekten vor sich, findet aber selten statt, da, wie bemerkt, beide Geschlechter selten nebeneinander vorkommen; von Knuth (102) wurde eine Schwebfliege als Besucher der Blüten beobachtet. Die Übertragung des Pollens geschieht in der Weise, daß sich die Insekten auf die einzelnen weißen, inneren Perigonblätter setzen, um den deutlich sichtbaren Nektar zu entnehmen, dadurch kommen sie mit den spreizenden, nach außen aufspringenden Staubbeuteln in Berührung und beladen sich so mit Pollen. In den weiblichen Blüten kommen sie durch die etwas steifen, aufrecht stehenden, inneren Perigonblätter mit den gleichfalls spreizenden Narbenschenkeln in Berührung. Ein Geruch der Blüten wird von mehreren Schriftstellern bestritten, Kirchner beobachtete aber an weiblichen Blüten im botanischen Garten in Hohenheim einen unangenehmen Duft, etwa nach Leim. Nach ihm treten die Knospen vormittags über den Wasserspiegel, öffnen sich am späten Vormittag, sind auch am Abend und am nächsten Vormittag noch offen. Sie blühen meist im Mai bis Juli, oft bis August.

Wie schon Nolte und später Raunkiaer bemerken, bleiben die Pflanzen während der Blütezeit an der Wasseroberfläche, so daß Blattspitzen und Blüten hervorragen. Nach dem Blühen biegen sich die weiblichen Blütenstände abwärts ins Wasser und die Pflanzen beginnen unterzusinken, um erst nach der Fruchtreife (nach Nolte öfter schon im August) wieder aufzutauchen, und nun besonders energisch die neuen zahlreichen Seitensprosse und Blattrosetten zu erzeugen. Dieses periodische Untertauchen ist aber sicher nicht ganz allgemein verbreitet, ich beobachtete mehrfach im August und September, also zu jeder Zeit schwimmende, aus dem Wasser hervortauchende Pflanzen und zwar nicht nur männliche, sondern auch mit Fruchtanlagen versehene weibliche.

Die Früchte kommen merkwürdigerweise auch oft zur Entwickelung, wenn eine Befruchtung der Samenanlagen nicht stattgefunden hat, auch die Samen bilden sich aus, enthalten aber keinen Embryo. Die Frucht ragt aus den Spathablättern seitlich, wagerecht abstehend hervor oder sie hängt aus ihnen herab (Fig. 415, 6), ihre volle Reife erreicht sie meist erst Ende Oktober. Sie ist, wie die Fruchtknoten, 6kantig mit den 2 schärferen Kanten, ihre Gestalt ist eiförmig, bis etwa 3,5 cm lang und 1,7 cm dick, ihre Wandungen sind derb, lederartig, grün. Die Samen liegen meist bis zu 4, selten mehr in jedem Fache, oft sind nur wenige ausgebildet, sie berühren sich in den Fächern oder schieben sich etwas übereinander, sind zusammengedrückt zylindrisch, schief, oft schwach gebogen (also etwa wurstförmig), bis etwa 9 mm lang (Fig. 415, 9) mit brauner, holziger Schale und einem schwachen Kiele auf der gebogenen Seite. Anfangs sind die Samen nach Nolte auf der Oberfläche flockig-faserig, ihre innere Samenhaut ist dünn und fein und liegt dem Embryo dicht an. In der Frucht sind sie in einem die ganzen Fruchtfächer ausfüllenden zähen Schleim eingebettet, durch ihn, bezw. sein Aufquellen wird zur Zeit der Reife die dicke Fruchtwand in unregelmäßige Lappen gespalten. Von den in einem Fache befindlichen Samen sind nach Nolte selten mehr als 2 wirklich befruchtet, also keimfähig.

Die Samen einer *Stratiotes*-Art waren bereits am Anfange des verflossenen Jahrhunderts aus den mitteltertiären Schichten von Kaltennordheim im Kreise Eisenach u. a. O. bekannt geworden, aber wegen der Seltenheit der Früchte der jetzt lebenden Art wurden sie nicht erkannt und deshalb als *Folliculites kaltennordheimensis* von Zenker beschrieben, Potonié nannte sie später *Stratiotes Websteri*. Ebenso erging es den Früchten unserer *Str. aloides*, die in größerer Zahl in dem diluvialen Moore bei Klinge bei Cottbus gefunden wurden. Ihre Zugehörigkeit wurde längere Zeit nicht erkannt aus Mangel an Vergleichsmaterial. Sie wurden, weil sie allen Deutungsversuchen widerstrebten, unter dem Namen *Paradoxocarpus carinatus* Nehring in die palaeontologische Literatur eingeführt, später stellte sich dann ihre Gattungsgemeinschaft mit *Folliculites* heraus[1]), und erst Keilhack wies[2]) nach, daß beide zur Gattung *Stratiotes* gehören, daß also die Gattung in einer heute nicht mehr lebenden Art bereits zur Mitteltertiärzeit Deutschland bewohnte, und daß bereits im Interglazial unsere noch jetzt lebende Art die Gewässer bevölkerte. Außerhalb des Gebietes sind Blattabdrücke im Miocän des Czeklerlandes in Ungarn von Staub gefunden und abgebildet worden.[3]) Andere Angaben, so das gleichfalls miocäne schweizer *Stratiotites* Heer[4]), sind ihrer Zugehörigkeit nach sehr unsicher. — An der oben erwähnten Stelle, an der Potonié die Zusammengehörigkeit von *Folliculites* und *Paradoxocarpus* dartut, sind auch gute anatomische Abbildungen der harten Samenschale etc. gegeben, die mit den rundlichen inneren und den flachgedrückten äußeren Steinzellen wohl geeignet erscheint, in fossilem Zustande die Jahrtausende zu überdauern.

5. Gattung. **Hydrocharis L.**

5. Hydrocharis morsus ranae L., Froschbiss.

Der Froschbiss ist durch fast ganz Mitteleuropa verbreitet; wie *Stratiotes* ist auch *Hydrocharis morsus ranae* namentlich in den Ebenen nicht selten, und gehört besonders im norddeutschen Flachland zu den häufigsten Wasserpflanzen; sie ist auch (abweichend von *Stratiotes*) auf einigen Nordseeinseln zu finden. Auch in den Gebirgen fehlt sie nicht ganz, steigt aber wohl nirgends über 1500 m auf. Im mittleren und besonders im südlicheren Gebiete ist sie überhaupt viel weniger häufig, in den Alpen fehlt sie auf weitere Strecken ganz, so z. B. in Nord-Tirol und Vorarlberg. — Außerhalb des Gebietes kommt *Hydrocharis* im größten Teile Europas vor, sie fehlt im nördlichsten Teile und zwar in Schweden nördlich des 61. Breitengrades, auch im Mittelmeergebiet ist sie selten und im südlichsten Teile Spaniens und Italiens, sowie auf den Inseln nicht bekannt. Außerhalb Europas bewohnt sie noch Sibirien und die Dsungarei.

Die Standorte sind ähnlich wie die von *Stratiotes* vorzugsweise stehende und langsam fließende Gewässer, so besonders in den ruhigen Buchten und Altwässern der Flüsse, in Teichen und in Gräben. An den Ufern der Seen wächst die Pflanze vorzugsweise zwischen den Rohrgräsern und andern locker wachsenden hohen Uferpflanzen. Man findet sie viel häufiger einzeln oder in wenigen Exemplaren als *Stratiotes*, hin und wieder jedoch auch in großer Menge, kleinere Gewässer ganz bedeckend. Für die Verlandung spielt sie bei weitem nicht die

---

[1]) Naturwissensch. Wochenschrift Bd. 11, 1896. S. 504.

[2]) Vgl. Potonié, Neue Jahrb. für Mineralogie und Palaeontologie 1893. II. S. 86. t. V, VI.

[3]) Staub in Term. Közl. 32. Pótfüz. S. 15, Fig. 2. 1895.

[4]) Heer, Flora tert. Helvetica I. S. 106, t. 46, Fig. 9—11.

wichtige Rolle wie *Stratiotes*, schon wegen der geringeren Massenproduktion. Gegen stärkere Verunreinigung des Wassers ist sie meist ziemlich empfindlich, sie liebt vorzugsweise klarere Gewässer. Unsere Pflanze wird wegen ihrer Ähnlichkeit (die seerosenähnlichen Blätter hat sie ja mit sehr vielen Wasserpflanzen der verschiedensten Familien mit im ruhigen Wasser schwimmenden Blättern, wie sie sich in den verschiedensten Teilen der Erdoberfläche finden, gemeinsam) mit der *Gentianacee Limnanthemum nymphaeoides*, der sie auch in der Blattgröße oft ziemlich nahe kommt, verwechselt. Abgesehen von den gelben Blüten des *Limnanthemum* ist *Hydrocharis* auch im nichtblühenden Zustande durch die 2 großen häutigen Anhänge (Nebenblätter) am Grunde des Blattstieles leicht kenntlich, ebenso durch das Fehlen der bei *Limnanthemum* die Blattunterseite und die Blattstiele bedeckenden Höckerchen und durch die eigenartige Nervatur der Blätter.

Die Keimung (Fig. 418, 3—5) ist anscheinend nicht in allen Stadien eingehend beobachtet und beschrieben worden. Abweichend von *Stratiotes* ist die Plumula nicht so weit entwickelt wie dort. An dem rundlich-ovalen Keimling im Innern des Samens ist ein dicker unterer Teil und ein ebenso dicker oberer Teil, das hypokotyle Glied und der Kotyledon, zu unterscheiden, zwischen beiden ist eine Spalte sichtbar, in der die Plumula liegt und aus der sie sich bei der Keimung herausstreckt (31, S. 41; 32, S. 248; **154**, S. 129). Eine Hauptwurzel kommt ebenso wenig wie bei *Stratiotes* zur Ausbildung, ist aber in der Anlage vorhanden und streckt sich etwas. Bald nach der beginnenden Entfaltung erscheint auch am Grunde der Plumula die erste Seitenwurzel.

Die Wurzeln entstehen meist nicht sehr zahlreich an den Stengelknoten, sie sind ungeteilt, ziemlich dünn und mit deutlichen langen Wurzelhaaren dicht besetzt. In Innern (Fig. 419, 1) sind sie durchzogen von einem zentralen Bündel, in dem Ring- und Spiralfasern ausgebildet sind. Außen umgeben ist das Bündel von einer zwei Zellen starken Schicht von Parenchym, welches an die sehr großen Luftkanäle grenzt. Diese sind radial angeordnet, nach innen keilförmig verschmälert und durch nur eine Zellschicht starke Längswände, die fast durch die ganze Dicke der Rinde reichen, getrennt. Hin und wieder werden die längs streichenden Luftkanäle durch Diaphragmen, die gleichfalls nur eine Zelle dick sind, unterbrochen; nach außen sind die Luftgänge wieder nur durch eine Zellschicht von der aus viel kleineren Zellen bestehenden Epidermis getrennt. Die Wurzelhaare sind sehr lang.

Der beblätterte Stengel ist kurz, meist nur etwa 1 cm lang, und dicht beblättert. Aus den Blattachseln entsteht abweichend von den vorigen Arten meist nur je eine Seitenachse, die sich ausläuferartig streckt (Fig. 418, 2). Sie steht gleichfalls neben einem Blütensproß und beginnt mit einem gestreckten Stengelgliede, welches meist 1 oder 2 dm lang, seltener erheblich kürzer ist. An der Spitze trägt dieses Stengelglied zunächst zwei ungeschlossene Niederblätter, unterhalb deren eine Seitenwurzel entspringt, und auf die dann die Laubblätter folgen. In der Achsel des untersten Niederblattes befindet sich keine Knospe, dagegen entsteht in der Achsel des zweiten eine solche, und zwar die, die bestimmt ist, die Fortsetzung des horizontal fortwachsenden Sympodiums zu bilden. Die Verzweigung erinnert dadurch auffällig an die bei den *Potamogeton*-Arten geschilderte. Es ist eine Eigentümlichkeit der Gattung, daß die gestreckten Stengelglieder der in einem Jahre erwachsenden Sproßgenerationen allmählich immer dünner werden, so daß die letzten im Herbst oft kaum 1 mm Durchmesser aufweisen. Die aufeinanderfolgenden Sproßgenerationen sind entweder antidrom oder homodrom. Auch aus den Achseln der Laubblätter entstehen neben den Blütensprossen Laubsprosse, die mit einem verlängerten Stengelgliede beginnen. Öfter haben diese am Grunde seitlich rechts und links je einen kleinen Seitensproß.



Fig. 418. *Hydrocharis morsus ranae.*

1. Habitusbild der blühenden männlichen Pflanze, rechts oben ein Ausläufer, unten eine Winterknospe; fast 1 : 1. 2. Sproßsystem, schematisch; 1 : 1. 3. Junger Keimling. 4, 5. Weitere Entwicklungsstadien des Keimlinges. 6. Samenanlage. 7. Samen im Querschnitt. 8. Winterknospe, 4 : 1; hier, wie in den folgenden Abbildungen, a b Folge der Nebenblätter, I—III der Laubblätter. 9. Dieselbe von oben; 3 : 1. 10. Dieselbe nach 4 Tagen; 1 : 1. 11. Dieselbe nach 5 Tagen; 2 : 1. 12. nach 6 Tagen; 2 : 1. 13. nach 7 Tagen; 1 : 1. 14. nach 12 Tagen; 2 : 1. (1 Original, 2 nach Raunkiaer, 3—7 nach Ascherson und Gürke, 8—14 Orig. von F. G. Meyer.)

Die Seitensprosse beginnen mit ungleich umgerollten Niederblättern, d. h. der linke deckte den rechten Rand an dem des links stehenden Seitensprosses (20. S. 91). Irmisch fand, daß jedes der Niederblätter einen gestielten und neben diesem einen wieder mit einem basilären Niederblatte (das wieder zwei ähnliche Sprosse umschloß) beginnenden Sproß einschloß. Die vegetative Vermehrung kann also unter günstigen Verhältnissen eine sehr ausgiebige werden.

Der anatomische Bau des Stengels ist von dem der Verwandten einigermaßen abweichend. Die Mitte des ganzen ist eingenommen durch ein großes, kräftiges Gefäßbündel, welches von einigen Xylemgängen durchzogen ist und auch Ring- und Spiralfasern enthält. Außen ist es von einer deutlichen Schutzscheide umkleidet, auf der wieder eine Schicht großzelligen Parenchyms liegt. Dieses grenzt an die großen Luftgänge, die nach innen zu keilförmig verschmälert, den größten Teil des Rindengewebes einnehmen (Fig. 419, 2), und von einander nur durch radiale, eine Zellschicht starke Längswände getrennt, hin und wieder durch sehr dünne, aus einer Schicht flacher Zellen bestehende Diaphragmen unterbrochen sind. Die Scheidewände der Luftgänge führen bereits Chlorophyll. Das außen angrenzende Rindengewebe ist, außer der nur durch kleinere Zellen ausgezeichneten, gleichfalls Chlorophyll führenden Epidermis aus nur 3 Zellschichten gebildet, von denen einige, wie auch eine Anzahl Epidermiszellen, einen roten Farbstoff und kein Chlorophyll enthalten. Dort wo die radialen Zwischenwände zwischen den Luftgängen auf das äußere Rindenparenchym treffen, sind kleinere, dem großen immer ähnlich gebaute Rindenbündel eingelagert. Der anatomische Bau des beblätterten Stengels ist dem der verlängerten Achse sehr ähnlich, nur sind im Innern neben dem großen zentralen Bündel eine Anzahl sekundärer zu bemerken, die horizontal in die Blätter, resp. in die Seitenachsen übergehen.

Im Herbste endigen die Sprosse alle in Winterknospen (Fig. 418, 1 u. 8). Diese sind meist 6—8 mm, selten bis etwa 2 cm lang und 3—4 mm dick, von eiförmig-zwiebelartiger Gestalt, gerade oder etwas gebogen, stumpf oder stumpflich. Außen sind sie von einer derben, fast hornartig festen, durchscheinenden Hülle umgeben, die aus umgewandelten Nebenblättern gebildet wird. Ist die Knospe ausgebildet oder werden die Laubblätter der Pflanze etc. durch Frost zerstört, so lösen sich die Winterknospen ab und sinken, da sie spezifisch schwerer sind als Wasser, zu Boden und bleiben dort unverändert während des Winters liegen. Erst im April beginnen sie meist sich zu regen. Die äußersten, stumpfen, bedeckenden Blätter klappen ab (Fig. 418, 8—14) und ein kurzes, etwas stecknadelartig an der Spitze verdicktes Gebilde kommt zum Vorschein. Es ist dies das erste rudimentäre, auch auf dieser Stufe stehen bleibende, nur ziemlich wenig heranwachsende Laubblatt; die nächsten, gleichfalls durch die großen Nebenblätter bedeckten werden allmählich größer, ihre Spreite ist deutlicher abgesetzt und ausgebildet. Die Luftgänge in der Blattspreite und den Blattstielen bilden sich mehr und mehr aus und das ganze Gebilde steigt an die Oberfläche des Wassers auf. Die noch in der Bildung begriffenen Laubblätter nehmen jetzt die normale Gestalt an, stellen ihre Spreite wagerecht und beginnen zu schwimmen.

Die in der wenigblätterigen Rosette stehenden schwimmenden Laubblätter haben einen deutlich abgesetzten, meist 7—10 cm, mitunter aber auch nur 3 cm oder bis zu 2 dm langen, ziemlich dünnen Stiel. Ihre Spreite ist fast kreisrund, mit tiefem und schmalem Herzausschnitt, sie ist meist 1—7 cm lang oder mitunter auch noch etwas länger und meist 1—4 cm breit, in ihr verlaufen außer den Mittelnerven von der Einfügung des Blattstiels aus beiderseits je 2 Hauptnerven bogenförmig zur Spitze, deren innere ein Oval einschließen, welches wie auch das übrige Blatt von einem rechtwinkligen Gitterwerke feiner Nerven ausgefüllt wird. Am Grunde des Blattstiels sitzen 2 große, häutig durchscheinende

Anhänge, die bis über 2 cm lang und etwa 1 cm breit sind, sie greifen mit den Rändern übereinander und bilden zusammen eine Tute. — Achselschüppchen sind auch hier vorhanden.

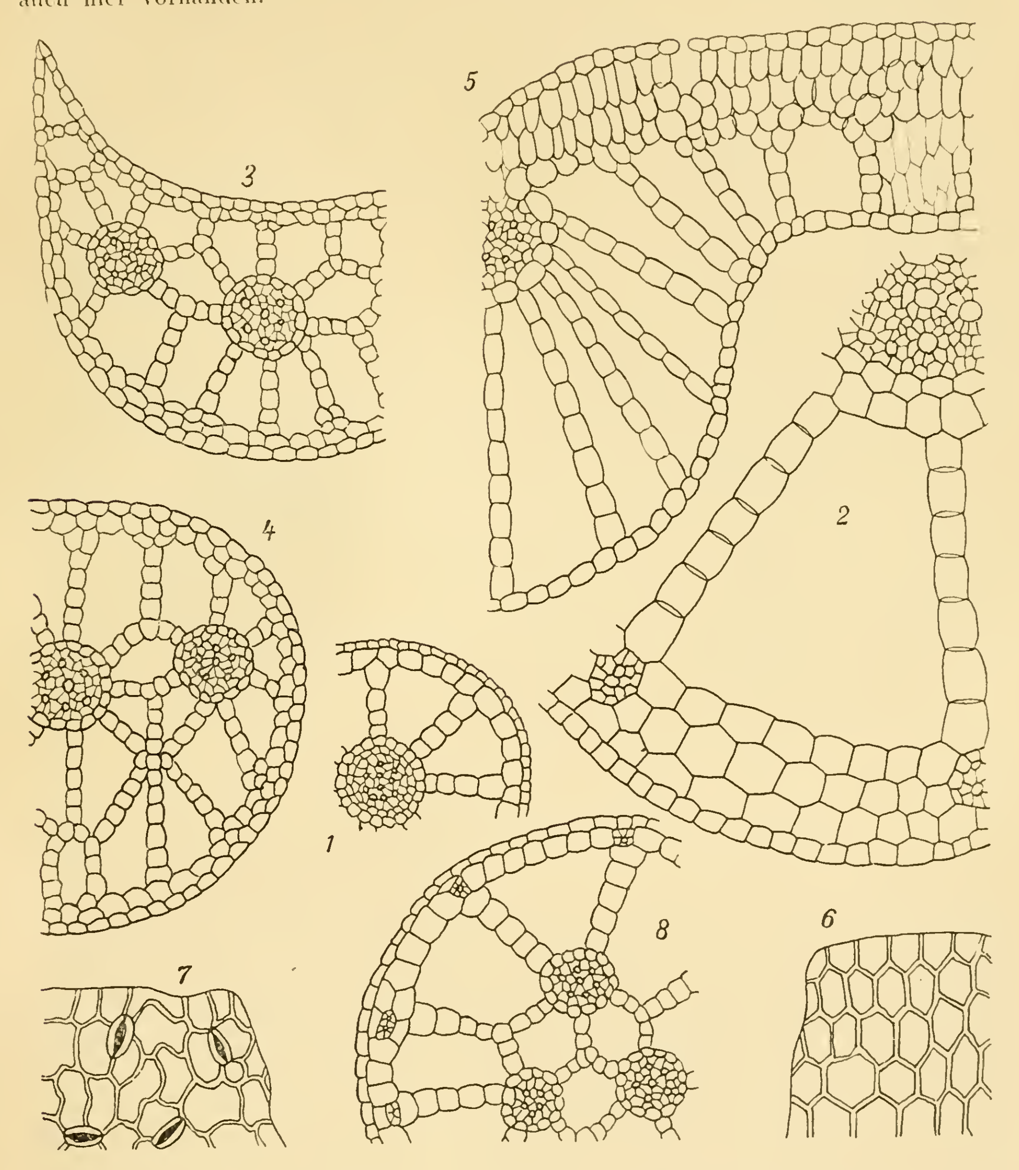


Fig. 419. *Hydrocharis morsus ranae.*
1. Wurzelquerschnitt. 2. Querschnitt eines verlängerten Stengelgliedes. 3. Querschnitt durch den Blattstiel am verbreiterten Grunde. 4. Blattstiel-Querschnitt weiter oben.. 5. Querschnitt durch die Mitte der Blattspreite. 6. Epidermis der Blattunterseite. 7. Epidermis der Blattoberseite. 8. Querschnitt durch den Stiel der weiblichen Blüte. (Nach Chatin.)

In der Achsel von Laubblättern stehen die Blütenstände, oft neben einem aus derselben Achsel entspringenden Laubsproß. Raunkiaer hält in diesem Falle (154, S. 129) den Laubsproß für einen Seitensproß des Blütenstandes,

da dieser letztere zuerst angelegt ist. — Die Länge des Blattstieles ist je nach den Wasserstandsverhältnissen etc. verschieden. Zwingt man eine Pflanze, tiefer im Wasser zu wurzeln, so werden die Blattstiele länger, erniedrigt man den Wasserspiegel, so bleiben sie kurz. Sobald die Spreite die Luft erreicht hat, hört das Wachstum des Blattstieles auf (22, 12). Frank beobachtete bereits, daß das Längenwachstum des Blattstieles von äußeren Faktoren abhängig ist, daß beispielsweise ein Benetzen der oberen Blattepidermis eine Fortsetzung des Längenwachstums veranlaßt. Karsten bestätigt im wesentlichen die tatsächlichen Beobachtungen Franks, ohne seinen Deutungen zuzustimmen. Er führt die Erscheinungen auf mechanische Gründe zurück und bemerkt, daß eine nachträgliche Verlängerung des Blattstieles noch eintreten kann, solange noch ein Teil desselben wachstumsfähig ist.

Der Blattstiel zeigt weder in seinem unteren scheidenartig verbreiterten Teile (Fig. 419, 3), noch oben eine deutlich von dem darunterliegenden, nur ein- bis zweischichtigen Parenchym sich absetzende Epidermis, auch enthalten einige Zellen beider den schon beim Stengel erwähnten roten Zellsaft. An den dünnen Rändern der Scheide bildet die Epidermis die einzige Grenze der Luftgänge nach außen. Im Innern verlaufen 3 Gefäßbündel, deren mittleres wenig größer als die seitlichen ist. Alle drei sind von einer Schicht von Parenchymzellen umgeben und sonst durch Luftgänge von einander und dem äußeren Parenchym getrennt; die Luftgänge sind wieder durch einschichtige Wände geschieden und hin und wieder durch Diaphragmen unterbrochen. Unter der Epidermis liegen auch bei den Blattstielen, dort wo die Scheidewände der Luftkanäle auf das äußere Parenchym stoßen, kleine Bündel. Der halbmondförmige Querschnitt des unteren scheidenförmigen Teiles und der fast kreisrunde des oberen Teiles des Blattstieles (Fig. 419, 4) wird lediglich durch die Anordnung und Größe der Luftkanäle resp. ihrer Scheidewände hervorgerufen.

Die Blattspreite ist in der Nähe der großen Nerven, namentlich der Mittelrippe erheblich verstärkt (Fig. 419, 5). Dort läuft ein den Stengelbündeln ähnlich gebautes Gefäßbündel in der Mitte der Blattmasse entlang, welches von einer schutzscheidenartig gestalteten großzelligen Parenchymschicht rings umkleidet wird. Von dieser Schicht gehen radial nach der Unterseite lange, eine Zellschicht starke Wände aus, die die großen keilförmigen Luftkanäle scheiden und direkt auf die Epidermis der Blattunterseite auslaufen, die die einzige Abgrenzung der Luftgänge gegen das Wasser bildet. Sie ist selbstredend ohne Spaltöffnungen. An den flachen Teilen der Spreite besteht die untere Hälfte des Blattes nur aus großen, fast rechteckigen Luftgängen. Die obere Hälfte ist sehr abweichend gebaut, sie ist zusammengesetzt aus einem mehrschichtigen (meist 3—4 Zellagen dicken) Palissadenparenchym, dessen untere Zellen fast kugelig, deren obere aber deutlich senkrecht zur Epidermis gestreckt erscheinen. Diese oberste Schicht, die unmittelbar an die kleinzellige, kein Chlorophyll führende Epidermis grenzt, ist hin und wieder durch Lufthöhlen unterbrochen, die unterhalb der auf der Oberseite deutlich entwickelten Spaltöffnungen liegen. Während die Epidermiszellen der Blattunterseite von außen gesehen rundlich-eckig erscheinen, besitzen die der Blattoberseite die charakteristisch geschlängelten Seitenwände der spaltöffnungsführenden Epidermis (Fig. 419, 6 u. 7).

Die männlichen Blütenstände sindm eist 1—6 cm lang gestielt, oben auf dem Stiel sitzen 2 meist etwa 2 cm lange, eine weite Scheide darstellende Hochblätter, die Spathablätter (Fig. 418, 1). Innerhalb der Spatha stehen meist 3, mitunter auch 2 oder 4 Blüten, deren seitliche keine Vorblätter erkennen lassen. Mitunter ist der Blütenstand auch vielblütig, nach Raunkiaer bei schraubelförmiger Verzweigung am Grunde der Seitenblüten; sie sind etwa 2—4 cm lang gestielt. Hin und wieder entwickelt sich aus den Achseln die

Spathablätter ein Sproß. Die Blüten selbst entwickeln einen schwachen Duft. Die äußeren Perigonblätter (Fig. 420 A) sind wie die von *Stratiotes* kelchblattartig, und zwar 5—6 mm lang. Die inneren Perigonblätter sind blumenblattartig, bis 1,5 cm lang, rundlich, weiß, am Grunde gelb. Im Innern der Blüte finden sich 9—12 in 3—4 Kreisen stehende Staubblätter, die am Grunde verbunden sind und von denen die 3 äußeren meist unfruchtbar sind. Meist sind die Staubfäden der hintereinander stehenden Staubblätter (serial) höher hinauf verbunden als die nebeneinander stehenden. Auf die Staubblattkreise folgen nach Raunkiaer 1—2 Kreise umgebildete, drüsige Staminodien und in der Mitte 3 Drüsen, die oft als Fruchtknotenrudiment angesprochen werden. Die Staubbeutel sind eiförmig und springen seitlich mit einem Schlitz auf. Der Pollen ist gelb, kugeltetraëdrisch, stachelwarzig, unter sich und an den Staubbeuteln lange haftend (208).

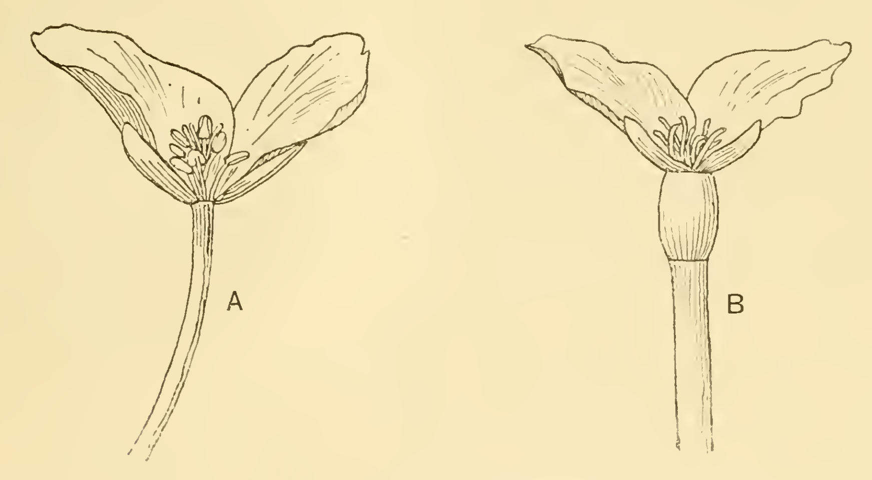


Fig. 420. *Hydrocharis morsus ranae.*
A Männliche Blüte, das vordere Kronblatt und die Hälfte des rechten Kelchblattes weggeschnitten; B Weibliche Blüte, das vordere Kronblatt weggenommen. 2 : 1. (Orig. Kirchner.)

Die weiblichen Blüten (Fig. 420 B) finden sich fast stets auf besonderen Pflanzen, so daß die Art meist zweihäusig ist. Lundberg[1]) beschreibt indessen auch einhäusige Pflanzen, die also sowohl männliche als weibliche Blüten tragen. Die weiblichen Blütenstände sind abweichend von den männlichen sitzend und haben nur ein Spatha-Blatt. Die einzeln stehenden Blüten sind 3—8 cm lang gestielt und ragen vermittelst dieses Stieles aus den Blättern hervor. Ihre Perigonblätter sind denen der männlichen Blüten ähnlich gestaltet und gefärbt, aber kleiner, so sind die inneren weißen nur 1—1,2 cm lang. Jedes derselben trägt am Grunde eine gelbe kugelige Honigdrüse. Innerhalb der Perigonblätter stehen zunächst 3 drüsige Staminodien, die mitunter dedoubliert erscheinen, dann aber am Grunde paarweise serial verbunden bleiben. Im Innern der Blüte sind 6 kurze, mit 2spaltigen Narben versehene Griffel angeordnet. Der unterständige Fruchtknoten enthält ziemlich zahlreiche Samenanlagen, er ist 6fächerig. Die Plazenten sind ungeteilt, die Samenanlagen orthotrop (Fig. 418, 6).

Anatomisch sind die Stiele der männlichen und weiblichen Blüten wesentlich verschieden. Die der männlichen Blüten sind denen der verlängerten Achsen

[1]) In Botaniska Notiser 1865. S. 108.

ähnlich gebaut, nur liegen unter der Epidermis, außerhalb der großen Luftgänge nicht 3, sondern nur eine einzelne Schicht von Parenchym, außerdem sind auch von dem das zentrale Bündel umgebenden Parenchym einige Zellen mit rotem Zellsaft versehen. Ganz abweichend sind die weiblichen Blütenstiele (Fig. 419, 8). An Stelle des zentralen Bündels sind 3 von einschichtigen, in der Mitte zusammentreffenden Wänden getrennte Luftgänge vorhanden, mit denen alternierend, nur durch eine Parenchymschicht von ihnen getrennt, 3 längsverlaufende Bündel liegen; diese, sowie die oben genannten zentralen Luftgänge, sind von der, wie bei der männlichen gestalteten Rindenpartie bezw. von deren großen Luftgängen nur durch eine Parenchymschicht getrennt.

Die Bestäubung erfolgt zweifellos durch Insekten und zwar durch fliegende, da die Blüten ja durch das Wasser isoliert sind; Knuth (**102**) sah zahlreiche Honigbienen an den Blüten saugen. Nach Raunkiaer ist der Insektenbesuch spärlich, und dies ist vermutlich einer der Gründe für die schwache Fruchtentwickelung. Kirchner beobachtete, daß die Blüten auch bei Regenwetter völlig geöffnet bleiben. so daß die Geschlechtsorgane dann schutzlos den Unbilden der Witterung preisgegeben sind.

Die Frucht ist rundlich bis fast kugelig, etwa 1 cm dick, zur Zeit der Reife im Innern ganz mit einem zähen Schleim erfüllt, in den die Samen eingebettet sind. Durch den aufquellenden Schleim wird die Fruchtschale oben und unten unregelmäßig aufgerissen. Die Samen (Fig. 418, 7) sind klein und rundlich bis länglich und bleiben von einer Gallerthülle umgeben; sie besitzen nicht die Fähigkeit zu schwimmen (**155**). Die Plumula liegt, wie oben beschrieben ist, seitlich in einer Furche eingebettet.



Sachregister.

A.

C

D

E.

H.

I.

J.

M.

N.

O.

Q.

R.

S.

T.

U.

V.

Berichtigungen.

S. 121, Zeile 1 v. u. statt „abhängenden" l. „unabhängigen".
S. 284, Zeile 6 v. u. statt „in der Chartreuse" l. „in der Certosa von S. Maria degli Angeli in Rom".
S. 665, Zeile 1 v. o. statt „12. Familie" l. „11. Familie".



